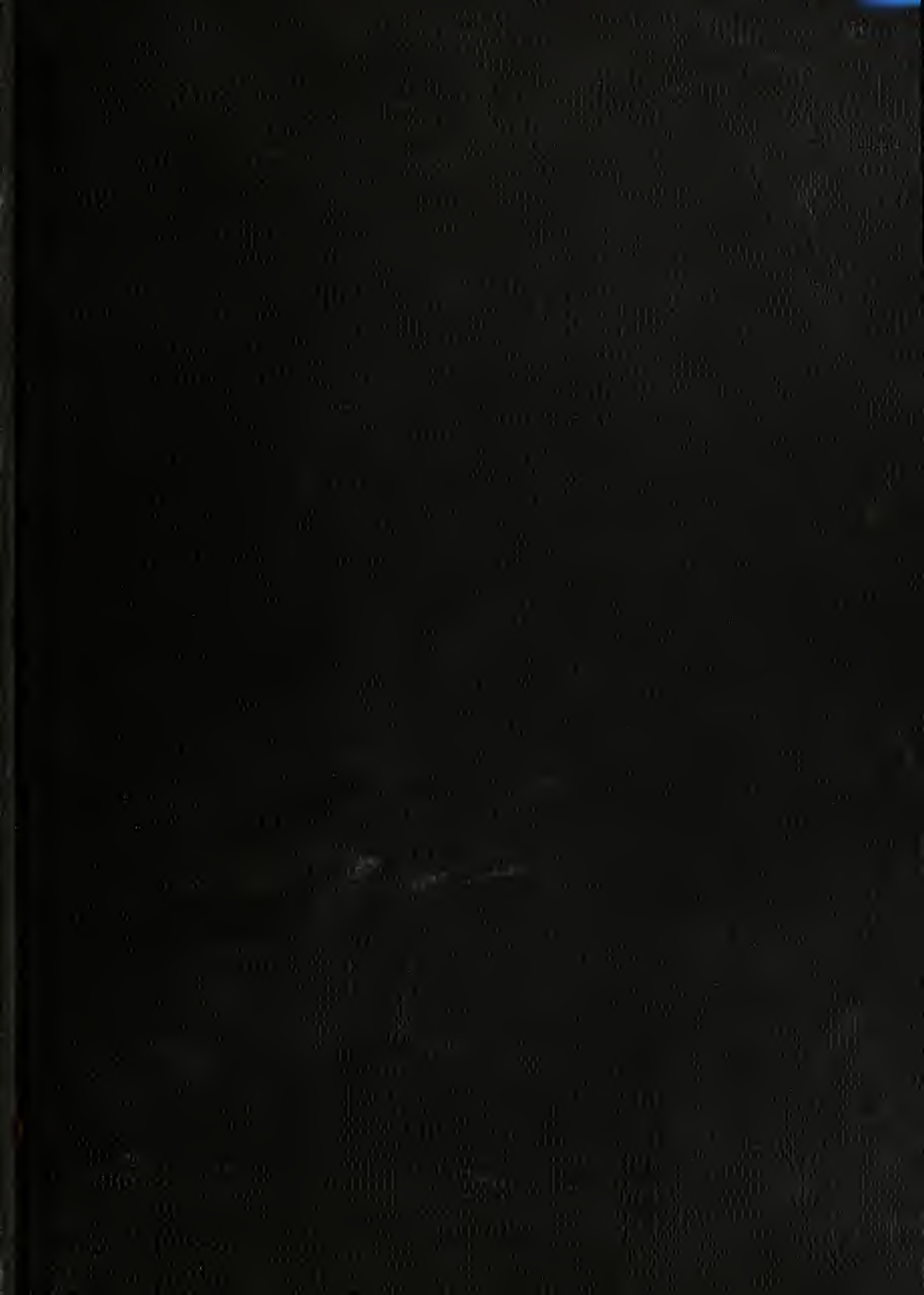












DIE EMBRYONALENTWICKELUNG

VON

DERMAPTEREN UND ORTHOPTEREN

UNTER

BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER KEIMBLÄTTERBILDUNG

MONOGRAPHISCH BEARBEITET

VON

DR. RICHARD HEYMONS,

PRIVATDOZENT UND ASSISTENT AM ZOOLOGISCHEN INSTITUT DER KÖNIGL. UNIVERSITÄT IN BERLIN.

MIT 12 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 33 ABBILDUNGEN IM TEXT.

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1895.

Inhalt.

Kapitel V.

Die Dotterzellen und die im Dotter enthaltenen Elemente.

Kapitel VI.

Die Entwickelung der Geschlechtsorgane.

Kapitel VII.

Die Entwickelung des Darmkanals.

Kapitel VIII.

Die Keimblätter.

Vorwort.

Nur wenige Gebiete der Embryologie dürfte es geben, welche in den letzten beiden Jahrzehnten eine so gründliche und vielseitige Bearbeitung erfahren haben, wie gerade die Entwickelungsgeschichte der Insekten. Ausser einer Anzahl von Monographien über den gesammten Entwickelungsverlauf bestimmter Insekten ist noch eine grössere Reihe specieller Arbeiten erschienen, deren Gegenstand besonders die Genese der einzelnen Organsysteme gewesen ist.

Wenn ich nun trotzdem mit einer grösseren Abhandlung über Insektenembryologie an die Oeffentlichkeit trete, so bedarf dies einer Begründung.

Es ist in erster Linie meine Absicht gewesen, den Entwickelungsgang der *Forficula auricularia* L. festzustellen, weil diese Form, ein Repräsentant der Gruppe der Dermapteren, in ontogenetischer Hinsicht bisher gänzlich ununtersucht geblieben war.

Erst die zum Teil unerwarteten Resultate, zu denen hauptsächlich meine Beobachtungen betreffs der Keimblätterbildung und der Anlage der Geschlechtsorgane bei *Forficula* führten, liessen es wünschenswert erscheinen, in erweitertem Massstabe auch andere Insekten zum Vergleich heranzuziehen. Hierzu wurden Vertreter der beiden Orthopterenfamilien der Blattiden und Grylliden ausgewählt.

Das allmähliche Anwachsen des Untersuchungsmateriales erklärt die gegenwärtige Gestaltung meiner Arbeit und die Anordnung des Stoffes in derselben. An erster Stelle steht immer *Forficula*, welche als eine in embryologischer Beziehung unbekannte Form — nur einige kurze Mitteilungen habe ich über die *Forficula*-Entwickelung bereits veröffentlicht — die eingehendste und gründlichste Besprechung erfahren hat. Erst dann folgen die Ergebnisse an Blattiden und Grylliden. Da aber die beiden letzten Gruppen in jeder Hinsicht und in sämmtlichen Fragen durch mich einer Prüfung unterzogen sind, so wurde gleichzeitig ein vollständiges und zusammenhängendes Bild auch von dem Entwickelungsverlaufe dieser Orthopteren gewonnen.

Die zur Untersuchung gekommenen Blattiden sind: *Periplaneta orientalis* L., *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica* L. und *Ectobia livida* Fab.

Während *Phyllodromia* von jeher das bevorzugte Objekt embryologischer Studien gewesen ist, so hat merkwürdigerweise die Entwickelungsgeschichte der *Periplaneta* bisher noch niemals einen Bearbeiter gefunden (von einigen Angaben, welche Nusbaum im Jahre 1882 über die Entstehung der Geschlechtsausführungsgänge bei *Periplaneta* gemacht hat, glaube ich hierbei absehen zu können). Meine Mitteilungen über das letztere Insekt sind somit neu und haben zu mannigfachen Vergleichen mit *Phyllodromia* Veranlassung geboten.

Ectobia ist nur wenig berücksichtigt worden. Es hat sich gezeigt, dass diese Form in allen wesentlichen Punkten mit *Phyllodromia* übereinstimmt und überdies ein zur Untersuchung nicht sehr geeignetes Objekt abgiebt.

Von Grylliden wurden *Gryllus campestris* L,, *Gryllus domesticus* L. und *Gryllotalpa vulgaris* L. behandelt.

Die Gattung *Gryllus* ist, mit Ausnahme einer kurzen, von Wheeler (93) beiläufig über *Gryllus luctuosus* gemachten Notiz, bis jetzt in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht noch nicht untersucht worden.

Dagegen erschien im Jahre 1884 über die Embryologie einer anderen Gryllide (*Oecanthus niveus*) eine von Ayers verfasste ausführliche Arbeit.

Gryllus camp. und *Gryllus dom.* weichen natürlich in ihrem Entwickelungsgange nicht wesentlich von einander ab. Doch hat gerade bei ihnen die Entstehung der Fortpflanzungsorgane einen Beweis geliefert, wie fruchtbringend bisweilen es ist, zwei in enger verwandtschaftlicher Beziehung stehende Tierformen zur Untersuchung zu benutzen.

Gryllotalpa ist nur in bestimmten Fragen zum Vergleich herangezogen worden. Es lagen über dieses Insekt schon mehrfache Angaben aus früherer Zeit vor.

Wohl keinem meiner Vorgänger dürfte je ein so umfangreiches embryologisches Beobachtungsmaterial wie mir zur Verfügung gestanden haben. Ich hielt es daher für meine Pflicht, nicht ein paar unmittelbar wichtig erscheinende Punkte zu bearbeiten und schnell zu veröffentlichen, sondern habe, um eine grössere Sicherheit zu erzielen und einen vollständigen Ueberblick zu ermöglichen, den gesammten Entwickelungsverlauf einer eingehenden und zusammenhängenden Bearbeitung unterworfen. Dem Umstande, dass vergleichende Untersuchungen in der geschilderten Art und Weise bisher noch niemals angestellt waren, ist es vielleicht zuzuschreiben, dass ich mich mehrfach in die Notwendigkeit versetzt sah, die gewonnenen Ergebnisse von einem ganz anderenGesichtspunkte aus zu betrachten, als dies früher zu geschehen pflegte.

Es mag noch erwähnt werden, dass die hier genannten Insekten von mir in Gefangenschaft gehalten und dort zur Fortpflanzung gebracht wurden. Eine Ausnahme macht *Gryllotalpa*, von der ich lebende Eier aus dem hiesigen Botanischen Garten, sowie konservirtes Material erhielt, welches letztere ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Hermann Graber in Prag verdanke.

Berlin, im Frühjahr 1895.

Der Verfasser.

Kapitel I.

Die ersten Entwickelungsvorgänge bis zur Anlage des Keimstreifens.

I. Eigene Beobachtungen.

a) Forficula.

1. Die Gestalt des Eies und die ersten Entwickelungsvorgänge bis zur Ausbildung des Blastoderms.

Die Eier von *Forficula* sind von rundlich-ovoider Gestalt. Ihr vorderer Pol ist etwas abgestumpft, der hintere ein wenig zugespitzt Die Grösse der Eier variirt und nimmt regelmässig gegen Ende der Embryonalentwickelung beträchtlich zu. Der Längsdurchmesser des Eies beträgt durchschnittlich 1—1,5 mm.

Am vorderen Eipole liegt das Mikropylefeld. Dasselbe ist bisweilen ein wenig excentrisch gelagert und kann seiner Grösse und bräunlichen Färbung wegen immer leicht erkannt werden. Da es auch bis zum Abschluss der Embryonalentwickelung deutlich sichtbar bleibt, so ist mit ihm ein vorzügliches Orientirungsmittel gewonnen, welches wegen der starken Krümmungen der Embryonen von nicht zu unterschätzendem Vorteile für die Untersuchung ist.

Das Mikropylefeld hat die Gestalt einer Rosette, welche aus ovalen, an einem Ende abgestutzten Plättchen zusammengesetzt wird, die, in konzentrischen Kreisen angeordnet, sich gegenseitig dachziegelförmig überdecken. Am Grunde der Rosette zwischen den Plättchen liegen die eigentlichen Oeffnungen des Mikropylapparates. Das Ganze wird in einigem Abstande umsäumt von einem Kranze von etwa 20—24 cuticularen Borsten.

Die Eischale wird von einem glatten, glänzenden und sehr elastischen Chorion gebildet, das aus zwei differenten Schichten zusammengesetzt ist. Die innere von ihnen ist mit radiären Poren versehen.

Die Struktur des Eies weicht nicht von der auch sonst bei Insekteneiern typischen ab. An der Oberfläche befindet sich eine dicke Schicht von Bildungsdotter, das sog. WEISMANN'sche Keimhautblastem (Fig. 1 *Bl*). Dasselbe wird aussen von einem zarten Dotterhäutchen bekleidet. Innerhalb des Bildungsdotters liegt der Nahrungsdotter, aus grösseren und kleineren Dotterballen bestehend, und von einem plasmatischen Netzwerk durchsetzt. Im Nahrungsdotter sind noch zahlreiche Fettkugeln eingebettet, die nur in den plasmareichen peripherischen Bezirken fehlen.

Die Bildung der Richtungsspindel sowie die Befruchtungsvorgänge habe ich nicht verfolgt.

Das erste zur Untersuchung gekommene Stadium zeigte einige wenige im Innern des fetthaltigen

Nahrungsdotters befindliche Furchungszellen[1]). Dieselben vermehrten sich durch mitotische Teilungen. Eine bestimmte Orientirung der Kernspindeln war hierbei nicht zu bemerken.

Am 5. Tage der Entwickelung konnten zwei Gruppen von Furchungszellen unterschieden werden (Fig. 1). Eine Anzahl derselben ist im Innern der Dottermasse verblieben, und ihre Kerne befinden sich grösstenteils im Ruhestadium (*fz*). Die überwiegende Mehrzahl wandert dagegen zur Peripherie und ist in lebhafter Vermehrung begriffen. Die Kernspindeln liegen ausnahmslos parallel zur Oberfläche, die Teilungen erfolgen somit stets in radiärer Richtung (Fig. 1 *fz*¹).

Die letztgenannten Zellen dringen in das Keimhautblastem ein, wobei sie alle ungefähr gleichzeitig die Oberfläche erreichen. Die Einwanderung selbst vollzieht sich ganz in der von BLOCHMANN (87) für *Musca* und von HEIDER (89) für *Hydrophilus* angegebenen Weise, so dass ich auf die von den beiden Autoren gegebene Darstellung hier einfach verweisen kann.

Bezüglich der Abgrenzung der einzelnen Zellterritorien innerhalb des Blastems, sowie der dadurch erfolgenden Ausbildung des Blastoderms habe ich ebenfalls nichts neues hinzuzufügen.

Letzteres ist durchschnittlich etwa am 7. Tage der Entwickelung vollendet, es bedeckt die gesammte Eioberfläche und besteht bei *Forficula* aus kurz-cylindrischen, annähernd kubischen Zellen. Umschlossen vom Blastoderm sind im Nahrungsdotter diejenigen Furchungszellen anzutreffen, welche nicht zur Oberfläche gewandert waren. Ich bezeichne sie als Dotterzellen (Fig. 2 *dz*). Besonders sie sind es, welche sich zunächst sehr lebhaft vermehren und innerhalb des Dotters zerstreuen.

Im Gegensatze hierzu finden die Teilungen der Blastodermzellen mit überraschender Langsamkeit statt. Während mehrerer Entwickelungstage trifft man nur Kerne an, die sich in Vorbereitung zur Teilung befinden und deren Inhalt sich schon in Chromosomen gesondert hat (Fig. 2). Es macht den Eindruck, als ob die Zellen gewissermassen Kraft für den bevorstehenden Teilungsprozess sammelten, der dann aber schnell und bei allen Zellen beinahe gleichzeitig sich vollzieht.

Zu bemerken ist, dass die Kernspindeln der sich nun wiederholt teilenden Blastodermzellen ausnahmslos tangential gelagert sind, und dass die Durchschnürung demnach stets in radialer Richtung erfolgt. Eine bestimmte Lagerung der Spindeln zur Längsachse des Eies (etwa in der Richtung von vorn nach hinten) ist dagegen nicht zu beobachten.

Eine Folge der lebhaften Vermehrung ist, dass in einzelnen Fällen manche Blastodermzellen ganz oder doch nahezu von der Oberfläche abgedrängt werden (Fig. 3).

Die Annahme, dass solche Zellen in das Innere eindringen und zu Dotterzellen werden, könnte vielleicht nahe liegen. Ich habe mich aber niemals hiervon mit Sicherheit überzeugen können. Der Nachweis einer solchen Einwanderung würde allerdings auch nur schwer zu erbringen sein, weil die Dotterzellen noch dieselbe Grösse und das gleiche Aussehen wie die Blastodermzellen haben. Immerhin glaube ich aber nicht, dass die Zahl der ersteren irgend einen Zuwachs von Seiten der Blastodermzellen erfährt.

In nur wenig späteren Stadien werden die Blastodermzellen durch fortgesetzte Teilungen immer kleiner, während umgekehrt die Dotterzellen eine beträchtliche Grössenzunahme erfahren, so dass nun an einen Uebergang überhaupt nicht mehr gedacht werden kann.

2. Die Anlage des Keimstreifens, die Bildung der Genitalanlage und des Mesoderms.

Der weiter fortschreitende Teilungsprocess innerhalb des Blastoderms führt zu einer ungleichartigen Verdickung desselben. Bei einem etwa 22 Tage alten Ei zeigte es sich, dass 2 Längsseiten des Eies von

1) Die im Dotter befindlichen Kerne mit sammt den darum befindlichen, zu ihnen gehörenden Plasmaansammlungen bezeichne ich hier wie auch späterhin als „Zellen". Hierbei ist natürlich zu berücksichtigen, dass dieselben durch anastomosirende Ausläufer untereinander verbunden sind, während in dem so entstehenden Maschenwerk die Dottersubstanz eingebettet ist. Allein dies berechtigt meiner Meinung nach noch nicht dazu, wie dies von mancher Seite geschehen, hier von einem Syncytium zu reden. Von einem letzteren sollte man nur dort sprechen, wo freie Kerne ohne nachweisbare selbständige Zellterritorien in eine gemeinsame Grundsubstanz eingebettet sind. Dies trifft für die im Dotter der Insekteneier befindlichen Zellen keineswegs zu. Die wahre Zellnatur der letzteren zeigt sich besonders deutlich bei dem bekannten Phänomen der Dotterfurchung.

cylindrischen Blastodermzellen eingenommen werden, die von einander durch 2 Längsstreifen von kubischen Zellen getrennt sind[1]).

Die beiden verdickten aus cylindrischen Zellen bestehenden Streifen entsprechen den späteren Seitenflächen des Embryos, welche somit gewissermassen isolirt von einander angelegt werden und nur am Hinterende in der ventralen Mittellinie in einander übergehen. Der Querschnitt eines Eies in dem betreffenden Stadium ist in Fig. 4 wiedergegeben. Wie an derselben erkennbar, beginnen jetzt in den Seitenteilen einzelne Zellen sich gegen das Innere vorzuwölben, sie werden birnförmig und schnüren sich ab (*par*). Die Kerne dieser nun in der oberflächlichen Partie des Dotters befindlichen und daselbst verbleibenden Zellen lösen sich auf. Das Kernkörperchen tritt aus der Chromatinsubstanz aus und liegt frei neben der letzteren, welche sich zu einer oder wenigen intensiv sich färbenden Kugeln zusammengeballt hat. Der Zellleib, in dem die so beschaffenen Kernrudimente enthalten sind, schwillt häufig stark an und rundet sich ab. Diese Zellen mögen den Namen Paracyten führen, sie gehen später in einem bestimmten Entwickelungsstadium sämmtlich zu Grunde.

Gleichzeitig mit der Bildung der Paracyten findet am hinteren Eipole die Bildung der Genitalanlage statt. Es schiebt sich dort eine grössere Anzahl von Zellen in den Dotter ein, die zwar anfänglich noch nicht von den Blastodermzellen sich unterscheiden, aber bald durch ihre grösser werdenden hellen Kerne ein ganz charakteristisches Aussehen gewinnen: es sind die Geschlechtszellen. Dieselben vermehren sich lebhaft durch weitere Teilungen und bilden sodann einen kugeligen, als Geschlechtsanlage zu bezeichnenden Körper, der unterhalb des hinteren Eipoles anzutreffen ist. Ein Schnitt durch die Genitalanlage ist in Fig. 5 abgebildet. Die an der Figur erkennbare scheinbare Mehrschichtigkeit des Blastoderms erklärt sich dadurch, dass in Folge der Wölbung am hinteren Pol mehrere Lagen von Blastodermzellen gleichzeitig getroffen wurden. Auffallend ist die starke Produktion von Paracyten im nächsten Umkreise der Geschlechtsanlage. Auch einzelne Genitalzellen pflegen nicht selten zu degeneriren, und zwar unter denselben Erscheinungen, die wir an den Paracyten kennen gelernt haben.

Ehe noch die Einwanderung der Geschlechtszellen beendet ist, findet eine weitere Verdickung des Blastoderms statt. Diese geht von den beiden Seitenhälften aus, welche sich gegen die Ventralseite hin ausbreiten, bis sie sich in der Medianlinie berühren und verschmelzen. Die Vereinigung fängt von hinten an und setzt sich nach vorn fort. Nur die vordersten Teile der beiden Seitenhälften bleiben dauernd von einander getrennt und stellen die sog. Scheitellappen dar. Hand in Hand damit geht an der Dorsalseite eine Verdünnung des Blastoderms vor sich, woselbst die Zellen zu grossen, plattenförmigen Elementen werden.

Damit ist denn innerhalb des Blastoderms eine Sonderung eingetreten in eine verdickte Partie, den sog. Keimstreifen, und eine verdünnte, welche in die spätere Serosa übergeht.

Bemerkenswert ist hierbei die Grösse der Embryonalanlage, die anfänglich annähernd die gesammte Eioberfläche umspannt und sich erst nach und nach an der Ventralseite zusammenzieht.

Das Verständnis des ganzen Vorganges wird dadurch nicht unbeträchtlich erschwert, dass sich mit der Verkürzung auch eine Rückwärtsbewegung der Embryonalanlage bemerkbar macht. Das Vorderende mit den beiden Scheitellappen zieht sich vom vorderen Eipol zurück, der dann nur noch von dem verdünnten Blastoderm überkleidet wird. Das Hinterende krümmt sich um den hinteren Pol herum und schlägt sich auf die Dorsalseite des Eies über. Die Genitalanlage, die ihren Platz am hintersten Ende der Embryonalanlage beibehält, wird natürlich auch vom Eipol fortgeschoben und befindet sich dann gleichfalls an der Dorsalseite. Bald darauf geht eine neue, massenweise Einwanderung vor sich. Unmittelbar im Anschluss an die Genitalanlage beginnen nämlich die Zellen der Embryonalanlage sich ausserordentlich lebhaft zu vermehren. Der Prozess pflanzt sich rasch nach vorn fort, und wir erhalten damit eine Wachstumszone, welche in der ventralen Mittellinie, am Hinterende beginnend, sich in Form eines breiten, bandförmigen Streifens um den hinteren Eipol herumschlägt und bis zum Vorderende der Embryonalanlage reicht.

---

1) In einem anderen Falle wurde dieses Stadium schon am 10. Entwickelungstage erreicht.

Auf Querschnitten (Fig. 6 *Mpl*) zeigt sich diese Zone als eine in den Dotter hineinragende Verdickung, die sich scharf gegen die nicht verdickten Seitenhälften der Embryonalanlage absetzt. Letztere will ich als Seitenplatten, die verdickte Zone als Mittelplatte bezeichnen.

Während in den Seitenplatten die Zellen ihre cylindrische Gestalt und regelmässige pallisadenförmige Anordnung beibehalten, nehmen die Zellen der Mittelplatte, die sich fortwährend durch Teilung nach allen Richtungen hin lebhaft vermehren, eine rundliche Form an, sie verschieben sich unregelmässig gegeneinander und dringen in das Innere ein.

Die Folge davon ist, dass die ganze Mittelplatte sich vertieft und das Aussehen einer Rinne annimmt

Ein Ei in diesem Stadium, von der Ventralseite betrachtet, giebt Fig. 8 wieder. Die Rinne, welche am hinteren Eipol am schmalsten und tiefsten ist, wird vorn allmählich flacher und besitzt daselbst an ihrem Ende eine Erweiterung.

Zu den Seiten der Rinne sieht man je einen dunklen Streifen verlaufen. Es wird derselbe von Zellen hervorgerufen, die sich vom Boden der Rinne aus unter die Seitenplatten geschoben haben. Letzterer Vorgang wird verständlich, wenn man Querschnitte (Fig. 7) zu Rate zieht. Man sieht dort, dass die freien Ränder der Seitenplatten über die Mittelplatte hinweg nach der Medianlinie hinwachsen. Wenn sie sich später in dieser berühren, so ist die ganze Mittelplatte von der Oberfläche abgedrängt. Sie bildet dann eine strangförmige Zellenmasse, die ich als Mesoderm bezeichne (Fig. 31 *mes*). Die verschmolzenen Seitenplatten stellen dagegen das Ektoderm dar.

Am vordersten Ende, dort, wo sich die erwähnte Erweiterung der Rinne befindet, tritt eine eigentliche Ueberwachsung oder Ueberschiebung einer Mittelplatte von Seitenplatten nicht ein. Das Mesoderm wird vielmehr von Zellen gebildet, welche sich einfach von der oberflächlichen Schicht ablösen. Eine solche Ablösung geht ferner am Vorderende nicht allein in der Mittellinie, sondern auch in den seitlichen Teilen vor sich.

3. Die Bildung der Embryonalhüllen.

Nach Anlage der Mesodermschicht tritt die äussere Gestalt des Keimstreifens deutlich hervor. Derselbe besitzt an seinem Vorderende die beiden als Scheitellappen bezeichneten Erweiterungen und umgreift mit seinem hintersten Abschnitt den hinteren Pol. Er wird nunmehr von den Embryonalhüllen überdeckt. Die Bildung von Amnion und Serosa bietet jedoch bei *Forficula* nichts Bemerkenswertes. Sie entstehen durch einen typischen Faltungsprozess, und zwar kann man zwei an den Scheitellappen entstehende Kopffalten und eine unpaare, am Hinterende auftretende Schwanzfalte unterscheiden, die gegeneinander hinwachsen und sich vereinigen.

b) Gryllus camp. und dom.

1. Die Gestalt des Eies und die ersten Entwickelungsvorgänge bis zur Ausbildung des Blastoderms.

Die Eier von *Gryllus* haben eine langgestreckte, stäbchenförmige Gestalt. Zur Zeit der Ablage sind sie ein wenig gebogen, so dass man eine konvexe und eine konkave Seite unterscheiden kann. Die erstere entspricht der ventralen, die letztere der dorsalen Seite. Der vordere Eipol ist etwas zugespitzt, der hintere erscheint mehr abgerundet. Eine Orientirung der Eier allein auf Grund der äusseren Form ist indessen ziemlich schwierig und kann leicht zu Irrtümern führen. Im Laufe der weiteren Entwickelung gleichen sich auch bei der Grössenzunahme des ganzen Eies die äusseren Formunterschiede mehr und mehr aus, und die Eier werden annähernd walzenförmig.

Die Bildung und Gestaltung der Eischale ist bei einer nahe verwandten Art (*Oecanthus*) von Ayers (84) und Korschelt (87) bereits eingehend beschrieben worden. Die eigentümlichen zapfenartigen Erhebungen des Chorions am vorderen Pole des *Oecanthus*-Eies fehlen jedoch bei *Gryllus*. Hier tritt der am

Vorderende befindliche Mikropyle-Apparat überhaupt nur sehr wenig deutlich hervor. Das Chorion besteht wie bei *Oecanthus* aus zwei Lagen, von denen die oberflächliche zahlreiche unregelmässige Vertiefungen besitzt. Eine radiäre Struktur des Chorions, welche AYERS beschrieb, habe ich ebensowenig wie KORSCHELT beobachten können.

Unter dem Chorion ist eine feine Dottermembran nachzuweisen.

Das Innere des Eies besteht in bekannter Weise aus grösseren und kleineren Dotterballen, zwischen denen zahlreiche Fettkugeln enthalten sind. Die sich hierzwischen einschiebende Plasmaschicht ist überaus zart und fein. Dies trifft auch besonders für die Oberfläche zu, an welcher ein selbständiges Keimhautblastem nicht entwickelt ist.

Eine grössere Ansammlung von Plasma zeigt sich besonders in der Mittellinie unterhalb des vorderen Eipoles. Die daselbst eingebetteten Dotterkörner sind viel kleiner als in sämtlichen übrigen Teilen des Eies. Die modificirte Partie des Dotters zieht sich vom vorderen Pol in der Achse des Eies bis zu seiner Mitte hin und stellt möglicherweise die Bahn dar, auf welcher die Kopulation zwischen Ei- und Spermakern erfolgte. Da die erwähnte Plasmastrasse sich lebhafter als alle umgebenden Teile färbt und längere Zeit hindurch deutlich erkennbar bleibt, so ist damit für die frühen Stadien ein sicheres Unterscheidungsmittel zwischen vorn und hinten gewonnen. Der Furchungskern befindet sich im hinteren Drittel des Eies. Durch wiederholte mitotische Teilungen desselben entsteht bald eine Anzahl von im Dotter zerstreuten Furchungszellen. Bei einem Ei von *Gryllus dom.* konnte ich 35 nachweisen, von denen die Mehrzahl dem hinteren Eipole näher lag als dem vorderen. Die Zellen wandern hierauf zur Oberfläche, ohne sich indessen je in einer so regelmässigen konzentrischen Schicht anzuordnen wie dies Fig. 1 von *Forficula* zeigt.

Die Bildung des Blastoderms beginnt am hinteren Pole und setzt sich von dort nach vorn fort. Die Blastodermzellen liegen anfangs in weiten Abständen voneinander, haben eine abgeplattete Gestalt und senden pseudopodienartige Fortsätze aus, die sich auf der Oberfläche des Eies ausbreiten.

Ein Teil von Furchungszellen, der nicht zur Oberfläche emporstieg, sondern im Dotter verblieb, liefert die Dotterzellen. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass bei *Gryllus* die Zahl derselben durch Rückwanderung einzelner Blastodermzellen einen nachträglichen Zuwachs erfährt. Hierfür spricht die ursprünglich sehr geringe Zahl von im Dotter befindlichen Zellen, welche später dort sehr zahlreich anzutreffen sind. Vor allem scheinen dann noch gewisse Bilder darauf hinzudeuten, welche Schnitte durch das noch unvollendete Blastoderm ergeben (Fig. 68). Man kann öfters beobachten, dass einzelne Blastodermzellen sich nicht auf der Oberfläche ausbreiten, sondern in das Innere hinein vorspringen (*bltz*[1]). Der Kern solcher Zellen, welche vermutlich im Begriffe sind, in den Dotter einzuwandern, befindet sich zumeist in dem proximalen vorgewölbten Teile der Zelle.

Wie sich aus den zahlreichen Mitosen ergiebt, vermehren sich sodann sowohl Dotter- wie Blastodermzellen ziemlich lebhaft. Bei den Teilungen der letzteren sind die Kernspindeln ausnahmslos tangential gelagert. Das Resultat ist ein einschichtiges, aus abgeflachten Zellen bestehendes Blastoderm, das kontinuirlich die Eioberfläche bedeckt.

Während nun die Vermehrung der Blastodermzellen im allgemeinen einen Stillstand erfährt, gehen im hintersten Abschnitt des Eies die Teilungen noch weiter vor sich und führen dort zur Anlage des Keimstreifs. Derselbe ist im Verhältnis zur Grösse des Eies relativ klein, er liegt an der konvexen Ventralseite und erstreckt sich über kaum $^1/_3$ der Länge derselben. Seine Gestalt und Lage zeigen die Figg. X, 65 u. 66. Man bemerkt, dass das Hinterende des Keimstreifs gerade bis zum Eipol reicht, und dass sich nach vorn gewendet wieder die beiden Scheitellappen (*Sch*) vorfinden.

Es ist zu erwähnen, dass die letzteren in der Entwickelung ein wenig voraneilen. Die an den betreffenden Stellen befindlichen Blastodermzellen vermehren sich nämlich ganz besonders lebhaft, und es entsteht dadurch an jeder Körperseite ein etwa scheibenförmiges Gebilde, in dem die Zellen in konzentrischen Kreisen dicht aneinander gedrängt sind. Erst durch weitere Teilungen auch in den übrigen Partien des Keimstreifs werden dann diese Anlagen der Scheitellappen vollständig mit dem Rumpfteil des Keimstreifens verbunden. In dem letzteren habe ich entsprechende Bildungscentren nicht auffinden können.

2. Die Mesodermbildung.

Die nächste Veränderung, welche bereits bei einer Flächenansicht des Keimstreifens zu bemerken ist, besteht in dem Hervortreten einer medianen Rinne, die, vorn zwischen den Scheitellappen beginnend, sich nach hinten erstreckt, ohne indessen bis zur Spitze des Eies selbst zu reichen. Am vorderen Ende der Rinne zeigt sich eine kleine Erweiterung (Fig. 65).

Die Rinne wird hervorgerufen durch eine in der Mittellinie vor sich gehende Zelleinwanderung, der das Mesoderm seinen Ursprung verdankt. Die genauere Untersuchung dieses Vorganges kann nur mit Hilfe von Schnitten vorgenommen werden. Es sollen hier zunächst solche von *Gryllus camp.* besprochen werden.

Diese ergeben, dass die Rinne in den verschiedenen Teilen des Keimstreifs eine verschiedene Gestalt besitzt. Am Hinterende ist sie am schmalsten und bildet dort einen äusserst engen Spalt (Fig. 69).

In der Mitte des Keimstreifs besitzt sie die grösste Tiefe und hat die Form eines Halbrohres, welches von einer sich einkrümmenden Zellenplatte gebildet wird (Fig. 70). Die Zellen der letzteren sind anfänglich regelmässig aneinander geschlossen, weichen sodann aber in lateraler Richtung auseinander, wobei zahlreiche Mitosen zu beobachten sind. Das ganze sich einkrümmende Halbrohr wird zum Mesoderm.

Im vorderen Teile verstreicht das Halbrohr allmählich und stellt vorn an der erwähnten erweiterten Stelle nur eine überaus seichte Grube dar (Fig. 71). Eine wirkliche Einkrümmung findet hier überhaupt nicht mehr statt, sondern ausschliesslich eine vom Boden der Grube ausgehende Einwanderung von Mesodermzellen, welche dann durch seitliche Ueberschiebung von der oberflächlichen Schicht ins Innere gedrängt werden.

Die verschiedene Gestaltung der Rinne wird zweifelsohne nur durch eine in den verschiedenen Abschnitten mehr oder minder intensive Zelleinwanderung bedingt.

Besonders in der Mitte und in den hinteren Teilen des Keimstreifs lösen sich einzelne Zellen auch von den lateralen Hälften der oberflächlichen, zum Ektoderm werdenden Schicht ab (Fig. 72).

Einzelne dieser Zellen zeigen alsbald eine Degeneration ihres Kernes, sie entsprechen den bei *Forficula* als Paracyten beschriebenen Elementen. Andere dagegen behalten ihr normales Aussehen bei; und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass diese dann an der Bildung des Mesoderms Anteil nehmen.

Der allmähliche Verschluss der Rinne erfolgt von hinten nach vorn. Das Mesoderm stellt sodann einen medianen Strang dar, dessen Zellen dicht aneinander geschlossen sind, ohne auch nur die Spur eines Hohlraums zu umschliessen. Es macht sich aber bald bei den Mesodermzellen die Tendenz geltend, nach rechts und links auseinanderzuweichen und sich in gleichmässiger, einfacher Schicht unter dem Ektoderm auszubreiten.

Bei *Gryllus dom.* findet die Mesodermbildung in ganz ähnlicher Weise statt. Auch hier prägt sich eine mediane Rinne aus, von deren Rändern Zellen ins Innere eindringen. Die Rinne besitzt allerdings niemals die Tiefe und den Umfang wie bei *Gr. camp.* und gewinnt auch in keinem Stadium und an keiner Stelle die Form eines eigentlichen sich einkrümmenden Halbrohres (Fig. 73).

3. Die Bildung der Embryonalhüllen.

Die Bildung der Keimhüllen findet nach Ayers (84) bei *Oecanthus niveus* schon zu einer Zeit statt, wenn der Keimstreif noch einschichtig ist, somit noch vor der Anlage des Mesoderms. Bei *Gryllus camp.* und *dom.* treten die Amnionfalten dagegen später auf und zwar erst dann, wenn die Mesodermbildung nahezu beendet ist. Es mag hervorgehoben werden, dass zu dieser Zeit sich an der Lage des Keimstreifs selbst noch nichts geändert hat.

Wir können wieder paarige Kopf- und eine unpaare Schwanzfalte unterscheiden (Fig. 66 *amh*). Wie Ayers beschreibt, soll das Amnion, dessen Zellen den Charakter von Ektodermzellen haben, im Wachstum zurückbleiben, und der Keimstreif zunächst nur von den langgestreckten Serosazellen überdeckt werden.

Hiervon habe ich mich bei *Gryllus* nicht überzeugen können. Das Amnion besteht, wenigstens in seiner medianen Partie, aus denselben grossen langgestreckten Zellen wie die Serosa. Beide Membranen sind aber anfangs dicht miteinander verklebt und können deshalb wohl leicht irrtümlich für eine gehalten werden. Sehen wir von dem hintersten Ende des Keimstreifs ab, so liegen sie auch dem letzteren unmittelbar auf, so dass zunächst keine Spur einer Amnionhöhle sich erkennen lässt.

4. Die Geschlechtsanlage.

Wenn die Amnionfalten sich erheben, geht die Bildung der Geschlechtsanlage vor sich. Es ist zu dieser Zeit die mediane Rinne im hinteren Abschnitte schon wieder verschwunden und eine deutliche Trennung zwischen Ektoderm und Mesoderm eingetreten. Am hintersten Ende des Keimstreifs und somit gerade am Eipole wandern nunmehr wieder zahlreiche Zellen von der oberflächlichen Schicht ein: die späteren Genitalzellen.

Die Einwanderung derselben ist nur auf einen kleinen Bezirk beschränkt und führt, ähnlich wie wir es bei der Entstehung des Mesoderms sahen, zur Bildung einer länglichen Vertiefung, die ich als Geschlechtsgrube bezeichnen will.

Letztere ist auf Schnitten durchaus nicht leicht zur Anschauung zu bringen, und auch bei dem in toto gefärbten und aufgehellten Ei gelingt es ziemlich schwer, die richtige Lage herbeizuführen, um die notwendige Ansicht vom Eipole zu gewinnen.

Am empfehlenswertesten ist es, die Geschlechtsgrube erst bei ein wenig älteren Keimstreifen zu untersuchen, bei denen sich das Hinterende um den hinteren Eipol herum zur Dorsalfläche krümmt.

In Fig. 66 ist das hintere Drittel eines Eies von *Gryllus dom.* in toto abgebildet. Man sieht, dass die hintere Amnionfalte sich erhoben hat und bemerkt am Hinterende des Keimstreifens eine mediane Spalte (*Ggr*). Letztere ist nicht etwa ein Ueberrest der schon verschwundenen medianen Rinne, aus welcher das Mesoderm hervorging, sondern die nachträglich aufgetretene Geschlechtsgrube.

Auf einem Querschnitt durch das Ei von *Gryllus camp.* ist sie in Fig. 74 zu sehen. Der Schnitt ist ganz in der Nähe des Eipoles geführt und zeigt den Keimstreifen, der die oben erwähnte Krümmung ausgeführt hat, zweimal getroffen. An der dorsalen Seite findet sich die Geschlechtsgrube vor. Vom Boden derselben lösen sich noch einzelne Zellen ab, während an allen anderen Stellen die Grenze zwischen Ektoderm- und Mesodermschicht eine scharfe ist. Im Innern liegt bereits eine Anzahl von eingewanderten Genitalzellen (*gz*).

Die letzteren unterscheiden sich ganz im Anfang nur ziemlich wenig von Mesodermzellen, fallen aber doch diesen gegenüber schon durch ihre etwas grösseren und helleren Kerne auf. In nur wenig fortgeschritteneren Stadien machen sich dagegen Strukturunterschiede mit grosser Deutlichkeit bemerkbar.

Bei *Gryllus dom.* ist weder irgend ein Unterschied im Aussehen noch in der Grösse zwischen Geschlechts- und Mesodermzellen aufzufinden. Nur das Vorhandensein einer deutlichen Geschlechtsgrube mit ganz entsprechender Einwanderung sowie die später noch zu beschreibende weitere Entwickelung führen unbedingt zu dem Ergebnis, dass der Ursprung der Geschlechtszellen hier ganz der gleiche wie bei *Gryllus camp.* ist.

c) *Gryllotalpa.*

Ueber die Entwickelungsgeschichte von *Gryllotalpa* liegt, abgesehen von einigen Beobachtungen von Dohrn (76) und Weismann (82), bereits eine ausführlichere Arbeit von Korotneff (85) vor. Aber auch die letztere kann als erschöpfend nicht angesehen werden, indem manche nicht unwesentliche Punkte nur äusserst wenig oder gar nicht berücksichtigt worden sind. Da ferner die Korotneff'schen Angaben vielfach zu Zweifeln und Bedenken Veranlassung gegeben haben, so dürften die folgenden Mitteilungen vielleicht nicht ohne Interesse sein.

1. Die Bildung des Keimstreifens.

Die ersten Entwickelungsstadien des *Gryllotalpa*-Eies, das annähernd dieselbe ovoide Gestalt wie das *Forficula*-Ei, dabei aber über die dreifache Grösse eines solchen besitzt, sind schon von meinen Vorgängern genauer beschrieben worden.

Meine eigenen Untersuchungen beginnen mit dem Stadium, in welchem eine Anzahl, etwa 20—30, Blastodermzellen an der Oberfläche der Ventralseite erschienen war. Ein vorheriger Eintritt derselben in eine besondere Schicht von Bildungsdotter findet nicht statt, indem ein Keimhautblastem wie bei *Gryllus* fehlt. Die erwähnten Zellen vermehren sich in typischer Weise durch Teilungen und bilden eine zusammenhängende Blastodermschicht.

Die Kerne der letzteren lassen nach Korotneff ein stark lichtbrechendes Kügelchen unterscheiden, von dem ein perlschnurartiger Faden abgeht. „Bei ihrer Teilung zerfällt das Kügelchen und der Faden in zwei."

Diese nicht ganz klare Darstellung hat mannigfach zu Missdeutungen Veranlassung gegeben. Die Mitosen der Blastodermkerne weichen jedoch in keiner Hinsicht von denen anderer Orthopteren ab [1]).

Von Interesse ist, dass sich das Blastoderm von *Gryllotalpa* nur über die Ventralseite erstreckt, dagegen die ganze dorsale Fläche des Eies vollkommen unbedeckt lässt.

Das Aussehen, welches ein solches Ei bietet, erinnert auffallend an einen diskoidalen Furchungstypus, wie ihn dotterreiche Eier anderer Tierformen aufweisen [2]).

Eine weitere Eigentümlichkeit von *Gryllotalpa* besteht darin, dass sämtliche Furchungszellen bei der Bildung des Blastoderms zur Oberfläche wandern, während im Innern des Dotters — wenigstens in der Regel — keine Zellen zurückbleiben. Die Dotterzellen bilden sich aus einzelnen Blastodermzellen, die nachträglich von der oberflächlichen Schicht sich loslösen, ein Vorgang, den bereits Korotneff richtig erkannt hat.

Die Dotterzellen, welche schnell eine bedeutendere Grösse wie die Blastodermzellen erreichen, liegen letzteren stets unmittelbar an, so dass der centrale Dotter damit auch noch weiterhin zellenfrei bleibt (Fig. 80).

Die Anlage des Keimstreifs bietet ebenfalls etwas abweichende Verhältnisse dar, die bisher noch keine Beachtung gefunden haben.

Die Blastodermzellen gehen bald aus der ursprünglichen abgeflachten in eine mehr kubische Form über, sie schieben sich von der Ventralseite des Eies unter fortgesetzten Teilungen an den Seitenflächen empor und bekleiden gleichzeitig den einen Eipol. Dieser, welcher häufig ein wenig stumpfer wie der gegenüberliegende ist, kennzeichnet stets das Hinterende. Auch der vordere Eipol wird hiernach von Blastodermzellen überdeckt. Doch bleiben die letzteren daselbst flacher und liegen in weiteren Abständen voneinander.

In etwas fortgeschritteneren Stadien lassen sich zwei verdickte Blastodermstreifen unterscheiden, die an den lateralen Seiten des Eies sich befinden und namentlich vorn durch eine verdünnte ventrale Blastodermschicht weit voneinander getrennt sind. Hinten konvergiren die beiden Streifen und gehen in eine entsprechend verdickte mediane Blastodermpartie über. Letztere umgreift den hinteren Eipol und schiebt sich, wie die Weiterentwickelung lehrt, auf der Dorsalfläche des Eies nach vorn fort. Die vordere Hälfte der Dorsalfläche ist zu dieser Zeit von Blastoderm noch gänzlich unbedeckt geblieben.

Von den verdickten und stellenweis mehrschichtigen Seitenteilen lösen sich nunmehr einzelne Zellen los und wandern ein. Es sind dieselben bereits Korotneff aufgefallen, welcher sagt, dass sie sich „durch ihr blasseres Plasma und einen kleinen sich intensiv färbenden Kern" unterscheiden. Er bezeichnet sie als

1) Das lichtbrechende Körperchen, welches Korotneff gesehen, dürfte vermutlich dem Nucleolus, der perlschnurartige Faden dem Chromatingerüst entsprechen.

2) Bei anormal sich entwickelnden Eiern von *Gryllotalpa* bleibt nicht selten die Anlage des Keimstreifens lediglich auf die Mitte der Ventralfläche beschränkt, und wir erhalten damit eine wahre „Keimscheibe" von ovaler Gestalt, welche freilich später in den Dotter einsinkt und zu Grunde geht.

Mesenchymzellen, aus ihnen solle später der Fettkörper hervorgehen. Es entsprechen diese Zellen den von mir bei *Forficula* und *Gryllus* als Paracyten beschriebenen Elementen, die dort gleichfalls von den Seitenteilen sich ablösen und in den Dotter eindringen. Auch bei *Gryllotalpa* gehen die Paracyten später zu Grunde, sie zeigen von vornherein den eigentümlichen bei *Forficula* beschriebenen Zerfall des Kernes.

Bei dem in Fig. 80 dargestellten Querschnitt sind einige Paracyten getroffen worden, welche sich hier ebenfalls von den verdickten Seitenteilen abtrennen.

Von einem Keimstreifen kann man in diesen Stadien noch nicht reden, da sich ein solcher noch keineswegs von der umliegenden Blastodermpartie abgrenzen lässt.

Erst wenn das Blastoderm, den hinteren Pol umwachsend, auch noch $^2/_3$ der Dorsalfläche bedeckt hat, findet eine solche Abgrenzung statt, wobei die Zellen in der ventralen Mittellinie dichter aneinanderrücken. Entsprechend der beschriebenen Ausbreitung des Blastoderms ist der Keimstreifen hakenförmig gekrümmt und erstreckt sich über etwa $^3/_4$ der ventralen und ebensoviel der dorsalen Fläche (Fig. XV). Nur die vorderste Spitze des Eies wird ausschliesslich von dem verdünnten zur Serosa werdenden Blastoderm überkleidet.

Der Keimstreifen ist vorn ausserordentlich breit und besitzt dort die bekannten Scheitellappen, hinten verschmälert er sich und läuft schliesslich in ein sehr schmales Band aus.

Im vorderen Abschnitt lassen sich in den etwas verdickten Seitenteilen Gruppen von Ektodermzellen unterscheiden, welche sich besonders lebhaft vermehren. Es entsprechen dieselben den auch bei anderen Insekten beschriebenen Bildungscentren. Sie markiren die Stellen, an denen sich später die Extremitäten erheben.

Vergleichen wir die soeben beschriebene Bildung des Keimstreifens mit der von *Gryllus* oder *Forficula*, so ergiebt sich besonders die eine bemerkenswerte Modifikation, dass bei *Gryllotalpa* von vornherein ein ausserordentlich langer Keimstreifen angelegt wird, welcher sogleich eine stark ausgeprägte hakenförmige Krümmung aufweist [1]). Die letztere wird, wie wir sehen werden, bei den Insektenembryonen in der Regel erst später erworben.

2. Die Bildung des Mesoderms.

Nach Anlage des Keimstreifens geht in der ganzen Ausdehnung desselben eine sehr lebhafte Einwanderung von Zellen vor sich, aus denen das Mesoderm hervorgeht. Es ist dieser Prozess bereits von Korotneff (85) und zwar als Bildung des Myoblastes beschrieben worden. Die Einwanderung der Paracyten und der Mesodermzellen sind aber keineswegs, wie aus der Korotneff'schen Darstellung zu entnehmen ist, zeitlich voneinander getrennt, sondern gehen unmittelbar ineinander über.

Die Mesodermbildung veranschaulichen die in Fig. 81 und 82 wiedergegebenen Querschnitte. Der Keimstreifen ist in Folge der vorhin geschilderten Krümmung zweimal getroffen worden. An der einen (ventralen) Seite (Fig. 81) haben wir einen Schnitt durch das vordere Drittel des Körpers, an der gegenüberliegenden Seite (Fig. 82) einen solchen nahe dem Hinterende des Keimstreifens vor uns.

An der erstgenannten Figur sieht man, dass die beiden seitlichen Teile des Keimstreifens noch stärker verdickt sind als sein medialer Abschnitt.

Die Mesodermbildung findet besonders in den Seitenteilen statt. Gewisse Zellen schieben sich hier in das Innere ein und bilden die tieferen, unter dem einschichtig bleibenden Ektoderm befindlichen Lagen, welche das Mesoderm darstellen.

In dem ganzen vorderen, an der Ventralseite des Eies befindlichen, Abschnitt ist die Mesodermbildung in der Mittellinie eine bedeutend spärlichere als in den Seitenteilen. Anders verhält es sich mit dem hinteren, an der Dorsalfläche des Eies liegenden Abschnitt. Dort ist der Keimstreifen sehr viel schmaler, die verdickten Seitenhälften fehlen, und die Einwanderung der Mesodermelemente findet gleich-

---

1) Die Vermutung von Wheeler (93), dass der Keimstreifen von *Gryllotalpa* eine von ihm als Anatrepsis bezeichnete Bewegung ausführt, ist somit nicht ganz zutreffend.

mässig von der ganzen Oberfläche aus statt (Fig. 82). Niemals kommt es aber bei *Gryllotalpa* in der Mittellinie zu einer rinnenförmigen Einstülpung, von deren Boden, wie dies bei anderen Insekten der der Fall ist, sich die Mesodermzellen loslösen.

Diese Beobachtungen stimmen im wesentlichen mit den KOROTNEFF'schen Angaben überein. Nach ihm beschränkt sich allerdings das Vorkommen der Myoblastzellen nur auf die Seiten der Medianlinie. In letzterer soll dadurch, dass ihre Zellen sich vertiefen, eine Art Primitivrinne entstehen. Nach meinen Untersuchungen ist eine solche nur überaus schwach angedeutet und lediglich in den vorderen Partien des Keimstreifens zeitweilig erkennbar. Es wird dieselbe auf rein mechanische Weise dadurch hervorgerufen, dass die verdickten Seitenteile während der lebhaften, in ihnen stattfindenden Entwickelungsprozesse sich etwas stärker auch nach aussen vorwölben. Die angebliche „Primitivrinne“ ist daher ebenso wenig wie etwa die bei Entwickelung des Bauchmarkes auftretende Neuralrinne als eigentliche Einstülpung aufzufassen.

Wenn die Absonderung des Mesoderms nahezu beendet ist, zeigt sich am hintersten Ende des Keimstreifens noch eine wirkliche kleine, allerdings nur sehr flache Einstülpung. Von dem Boden der letzteren lösen sich Zellen los und wandern ein. Ich bin geneigt, diese Zellen als Geschlechtszellen anzusehen, obwohl sie das Aussehen von Mesodermzellen haben und ich ihr weiteres Schicksal nicht verfolgt habe.

Für eine solche Annahme kann die ganz übereinstimmende Lage der Einstülpung mit der Geschlechtsgrube von *Gryllus* (und Blattiden) geltend gemacht werden, und es spricht ferner der Umstand dafür, dass auch zeitlich die Einwanderung der Geschlechtszellen bei diesen Formen hiermit zusammentrifft. Auch bei *Gryllotalpa* ist in diesem Stadium die Mesodermbildung im wesentlichen abgeschlossen, und es wird bereits das Hinterende des Keimstreifens von der hinteren Amnionfalte überdeckt.

Einen Querschnitt durch die mutmassliche Geschlechtsgrube von *Gryllotalpa* giebt Fig. 83 wieder. Zu den Seiten der von der mittleren Einsenkung einwandernden (Geschlechts-)Zellen (*gz*) lösen sich noch vereinzelte Zellen ab, welche ich als Mesodermzellen (*mes*) in Anspruch nehmen möchte.

d) Periplaneta.

1. Die ersten Entwickelungsstadien bis zur Ausbildung des Keimstreifens und Anlage des Mesoderms.

Die Eier von *Periplaneta orientalis* entwickeln sich bekanntlich wie bei allen Blattiden in besonderen Eikapseln oder Kokons. Der Umstand, dass nun bei *Periplaneta* im Gegensatz zu *Phyllodromia* ein jedes Ei ausser der gemeinsamen Kokonhülle noch von einem sehr festen und resistenten Chorion eingeschlossen wird, setzt der technischen Bearbeitung hier recht bedeutende Schwierigkeiten in den Weg und ist wohl die Veranlassung gewesen, dass die Embryonalentwickelung von *Periplaneta* bis jetzt noch niemals studirt worden ist.

Die Zahl der in einem Kokon eingeschlossenen Eier beträgt keineswegs immer 16 — die normale Zahl nach MIALL und DENNY (86) —, sondern ist in den häufig anzutreffenden kleineren Kokons oft bedeutend geringer (6—10). Die in den Kokon eintretenden Eier sind ursprünglich von cylindrischer Gestalt, passen sich aber später der Form des Kokons (resp. der den letzteren aufnehmenden Genitaltasche) an und werden dann annähernd bohnenförmig. Die konkave Seite des Eies entspricht der ventralen, die konvexe der dorsalen Fläche. Der hintere Eipol ist gleichzeitig kolbig verdickt und viel umfangreicher als der vordere zur Crista des Kokons gewendete.

Noch ehe das Blastoderm sich gebildet hat, bemerkt man an den beiden Polen des aufgehellten und gefärbten Eies je einen eigentümlichen, schwach tingirten Fleck von etwa scheibenförmiger Gestalt. Es sind bakterienartige Stäbchen, welche an den beiden Enden des Eies sich in grösserer Zahl anhäufen und deswegen dort besonders ins Auge fallen, obwohl sie mehr vereinzelt auch an anderen Punkten der Eioberfläche vorkommen.

Die Furchungszellen sind im Verhältnis zur Grösse des Eies ausserordentlich klein. Sie scheinen, soweit meine Beobachtungen reichen, sämmtlich zur Oberfläche zu gelangen, an welcher ein selbständiges Keimhautblastem nicht zur Entwickelung gekommen ist. Ein Teil der Furchungszellen dürfte dann später wieder zurücktreten und die Dotterzellen liefern.

In etwas späteren Stadien (etwa 8—10 Tage nach Ablage des Kokons) zeigen sich die Blastodermzellen besonders zahlreich am hinteren Pole an der erwähnten Stäbchenansammlung. Hier ist denn auch die Stelle, an welcher unter lebhaften Zellteilungen die Bildung des Keimstreifens vor sich geht. Letzterer ist relativ kurz (Fig. VI). Sein hinterstes Ende liegt dem hinteren Eipol auf, sein vorderes, kenntlich durch die verbreiterten Scheitellappen, befindet sich an der Ventralseite. Der konvexen Eioberfläche entsprechend ist er schwach gekrümmt.

Ein künstlich ausgebreiteter Keimstreifen ist in Fig. 46 abgebildet. Er hat sich in diesem Stadium noch nicht ganz scharf vom Blastoderm abgesetzt und tritt besonders dadurch hervor, dass er im Gegensatz zu letzterem mehrschichtig geworden ist.

Unmittelbar nach Anlage des Keimstreifens erhebt sich die hintere Amnionfalte. Man sieht sie bereits auf der Abbildung als dunkleren Halbmond (*amh*) angedeutet. Merkwürdigerweise erhebt sich aber das Amnion, wie dies auch die Fig. 46 zeigt, gar nicht selten hinter der Stäbchenansammlung, sodass zwischen dem Umbiegungsrand des Amnions und der hintersten Partie des eigentlichen Keimstreifens ein von Zellen freier Raum sich befindet, der nur von Stäbchen ausgefüllt wird.

Hat sich dann später die Amnionfalte weiter entwickelt, so liegen die Stäbchen anscheinend in der Amnionhöhle. Hier sind sie auch auf dem in Fig. 49 dargestellten Schnitt getroffen, an welchem sich gleichzeitig zeigt, dass sich einzelne Dotterzellen der Stäbchenansammlung angelagert haben (*dk*).

Es ist natürlich zu berücksichtigen, dass die Stäbchen, wenn auch anscheinend in der Amnionhöhle befindlich, doch am hintersten Ende immer durch die erwähnte Lücke mit dem Dotter in Zusammenhang stehen. An dieser Stelle sinken sie dann auch später in den Dotter ein, während die Lücke von den Zellen des Keimstreifens ausgefüllt wird.

In anderen Fällen erhebt sich die Amnionfalte vor der Stäbchenansammlung, und die letztere liegt sodann dem hintersten Ende des Keimstreifens an.

Das weitere Schicksal der Stäbchenanhäufungen soll erst später besprochen werden.

Sehr bald nach dem Auftreten des Amnions prägt sich am Hinterende des Keimstreifens eine mediane grubenförmige Einsenkung aus. Dieselbe erstreckt sich später weiter nach vorn und gewinnt dadurch die Form einer medianen Rinne. Das Bild, welches ein Keimstreifen von *Periplaneta* nunmehr aufweist, erinnert ganz an entsprechende Stadien von *Gryllus camp.* Ich unterlasse daher, hier eine Abbildung davon zu geben und verweise nur auf den in Fig. 50 abgebildeten Querschnitt. An demselben erkennt man, dass von der medianen Rinne aus eine lebhafte Zelleinwanderung vor sich geht. Die einwandernden Zellen stellen die Mesodermelemente dar.

Abgesehen von der in der Mittellinie stattfindenden Einwanderung lösen sich auch an allen anderen Stellen zahlreiche Zellen von der Oberfläche ab, die an der Bildung des Mesoderms sogar einen sehr beträchtlichen Anteil haben. Besonders in der Nähe der medianen Rinne, rechts und links von dieser, kann man zwei laterale Bildungsherde von Mesodermzellen unterscheiden. An diesen Stellen ist ausnahmsweise die Einwanderung eine so lebhafte, dass sich ebenfalls längsverlaufende Rinnen, allerdings schmaler und weniger tief als die mediane, ausbilden können.

Die Beendigung der Mesodermbildung, oder wenigstens das Verstreichen der medianen Rinne, beginnt hinten und setzt sich von dort nach vorn fort. Es geht dies auch aus einem Vergleich der Figg. 49 und 50 hervor, welche derselben Schnittserie entnommen sind. Auf der ersteren Figur, die einen Schnitt durch das Hinterende wiedergiebt, hat sich die Trennung zwischen Ektoderm und Mesoderm bereits vollzogen.

Wenn die hintere Amnionfalte eine beträchtliche Strecke nach vorn ausgewachsen ist, beginnen erst am äusseren Rande der Scheitellappen die paarigen Kopffalten (Fig. 47) des Amnions aufzutreten.

Ihre Vereinigung mit der hinteren Falte erfolgt ziemlich spät und dürfte in der Gegend des Mundes vor sich gehen, so dass also bei *Periplaneta* der ganze Rumpfteil des Keimstreifens von der hinteren Amnionfalte überdeckt wird.

2. Die Bildung der Geschlechtszellen.

Nach Abschluss der Mesodermbildung ist am Hinterende wiederum eine, aber im Gegensatz zur früheren noch viel tiefere, Einsenkung zu beobachten. Dieselbe ist als Geschlechtsgrube zu bezeichnen. Letztere beginnt hinten unmittelbar an der Uebergangsstelle des Amnions in das Körperektoderm und setzt sich als schmaler tiefer Spalt nach vorn fort.

Es gelingt ohne Mühe selbst bei Untersuchung von Keimstreifen in toto die Geschlechtsgrube aufzufinden. Das hinterste Körperende wird durch sie deutlich in zwei Hälften geteilt, welche sich gewissermassen buckelförmig vorzuwölben scheinen (Fig. 47 *Ggr*).

Untersuchungen von Schnittserien ergeben, dass, vom Boden der Geschlechtsgrube ausgehend, eine Einwanderung von Zellen stattfindet (Fig. 51 *gz*). Es ist zu beachten, dass im Gegensatz hierzu an allen anderen Stellen des Keimstreifens die Grenze zwischen der oberflächlichen Ektoderm- und unteren Mesodermschicht eine scharfe ist.

Die einwandernden Geschlechtszellen, die sich ganz im Anfang noch wenig von den übrigen Zellen des Keimstreifens unterscheiden, lenken später durch ihre, im Vergleich zu den Mesodermzellen sich schwächer färbenden, Kerne die Aufmerksamkeit auf sich.

e) *Phyllodromia.*

1. Die Bildung des Blastoderms, des Keimstreifens, des Mesoderms und der Geschlechtszellen.

Das Ei von *Phyllodromia* ist von jeher ein beliebter Gegenstand zu mehr oder minder eingehenden Studien gewesen, und sowohl Gestalt wie Struktur des Eies haben schon von verschiedenen Seiten eine ausführliche Beschreibung gefunden. Ich brauche hier nur auf die Arbeiten von Patten (84), Blochmann (87), Wheeler (89) und Cholodkowsky (89 und 91) hinzuweisen, denen ich in dieser Beziehung nichts Wesentliches mehr hinzuzufügen habe. Auch die Entstehung des Blastoderms und die Anlage des Keimstreifens ist von den beiden letztgenannten Autoren bereits eingehend geschildert worden.

Die Blastodermbildung vollzieht sich ganz ähnlich wie bei den oben besprochenen Insekten. Die im Dotter zerstreuten, vom Furchungskern abstammenden Zellen wandern zur Oberfläche, an welcher sich kein Keimhautblastem differenzirt hatte, und an der sie abgeplattete Gestalt annehmen. Sie vermehren sich darauf lebhaft durch Teilungen. Letztere sollen nach Wheeler (89) nur auf akinetische Weise vor sich gehen, eine Angabe, der ich nicht beipflichten kann[1]), vielmehr sind auch bei *Phyllodromia* die typischen karyokinetischen Figuren in diesem Stadium aufzufinden.

In Uebereinstimmung mit Wheeler halte auch ich es für sehr wahrscheinlich, dass ein Teil der an der Oberfläche befindlichen Zellen später wieder in den Dotter zurückwandert, um zu Dotterzellen zu werden.

Die erste Anlage des Keimstreifens, welche an der geraden Ventralseite des Eies vor sich geht, erstreckt sich beinahe über die ganze Länge des Eies. Eine eigentümliche Erscheinung hierbei ist die schon von Cholodkowsky (89) beschriebene Gruppirung von Blastodermzellen um bestimmte Centren. Sie

1) Das Ei, welches zum Beweise hierfür in Taf. XVI, Fig. 36, von Wheeler abgebildet wurde, ist sicher kein normales gewesen. Hierauf deutet in charakteristischer Weise das Vorhandensein von isolirten Blastoderminseln hin, die ich an pathologisch veränderten *Forficula*-Eiern ebenfalls beobachtet habe.

Ein akinetischer Teilungsprozess findet erst sehr viel später, und zwar bei der Vermehrung der Serosazellen nach Anlage des Keimstreifens statt.

wird dadurch hervorgerufen, dass an einer bestimmten Stelle eine Anzahl von Zellen sich besonders rasch vermehrt.

Aus mindestens drei solcher Centren, die sehr bald miteinander verschmelzen, geht jederseits ein Scheitellappen hervor. Die übrigen Centren treten paarweise und in der Richtung von vorn nach hinten auf, wodurch eine Art frühzeitiger Segmentirung angedeutet ist.

Die vordersten Centren, insbesondere die Anlage der Scheitellappen, liegen auf den Seitenflächen des Eies und sind durch eine mit wenigen abgeflachten Blastodermzellen überkleidete Strecke ganz weit voneinander getrennt. Je weiter nach hinten, desto mehr nähern sich die Centren der Mittellinie, bis die hintersten, in ganz kurzen Abständen folgend, in der Medianlinie aneinanderstossen (Fig. I).

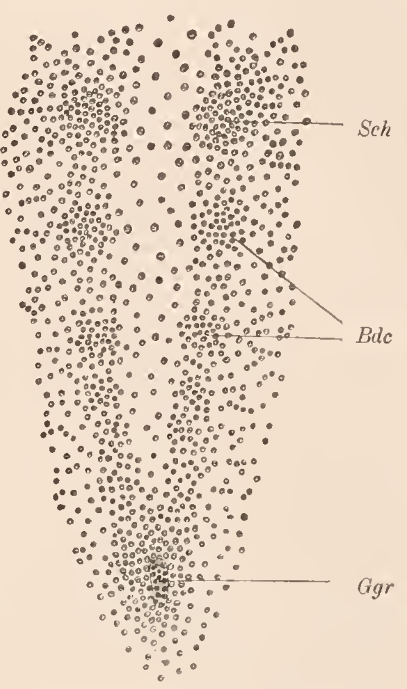


Fig. I. Blastoderm von *Phyllodromia* während der Anlage des Keimstreifens. *Bdc* = Bildungscentrum von Blastodermzellen. *Ggr* = Geschlechtsgrube (etwas schematisch). *Sch* = Scheitellappen.

Die Verbindung der Centren untereinander erfolgt durch Ausfüllung der sie trennenden verdünnten Blastodermpartien. Dabei ist zu bemerken, dass zuerst jederseits eine Vereinigung der hintereinander liegenden Centren erfolgt und erst später die Verschmelzung auch in der Mittellinie vor sich geht. Es wird somit der Keimstreifen von *Phyllodromia* aus zwei mit Ausnahme ihres hinteren Endes isolirten Hälften angelegt.

Dies ist für das Verständnis des nun folgenden Einwanderungsprozesses von Wichtigkeit. An Querschnitten zeigt es sich nämlich, dass die beiden Seitenhälften des jungen Keimstreifens aus kubischen oder rundlichen Zellen bestehen, während in der Mittellinie die Zellen noch abgeflacht sind und in dünner Schicht eine dort vorspringende mediane Dotterfirste überdecken. Die Mesodermbildung, welche bei *Phyllodromia* sich einfach durch Ablösen einzelner Zellen vollzieht, beginnt nun auch in ganz entsprechender Weise zuerst in den Seitenteilen, während in der Medianlinie anfangs noch keine Einwanderung stattfindet (vergl. Fig. 52). Erst später, wenn die Zellen des Keimstreifens gleichmässiger geworden, trennen sich im Bereiche der Medianlinie ebenfalls Mesodermelemente ab (Fig. 53).

Dies gilt zwar für den grössten Teil des Keimstreifs, jedoch nur für seinen vorderen und mittleren Abschnitt. Anders liegen die Verhältnisse am Hinterende. Hier gehen die beiden Seitenteile von vorn herein ohne Grenze ineinander über, und die Abschnürung der Mesodermzellen kann gleich an allen beliebigen Punkten der Oberfläche von statten gehen.

Durch das massenweise Einsinken von Zellen, die stets e i n z e l n aus dem Verbande der oberflächlichen Schicht austreten, wird in der ganzen Länge des Keimstreifens eine zusammenhängende Mesodermlage gebildet. Noch ehe aber die letztere vollständig geworden, beginnt am hintersten Ende eine äusserst rege Zellvermehrung einzutreten (Fig. 54). Dieselbe führt binnen kurzem dahin, dass sich der betreffende Teil etwas über das Niveau des übrigen Keimstreifs erhebt, wobei ferner an der Spitze der Erhebung eine (schon etwas früher vorhandene) kleine längliche Vertiefung erkennbar wird. An dem im Fig. 55 abgebildeten Querschnitt sieht man in der Mittellinie die hügelartige Erhebung, zu deren Seiten sich bereits die Amnionfalten zeigen. Von der napfartigen Vertiefung (*Ggr*) an der Spitze des Hügels lösen sich, wie von den Seitenteilen, zahlreiche Zellen ab, die ins Innere eindringen und sich n a c h v o r n fortschieben. Diese Zellen gleichen zwar den Mesodermzellen in ihrem Aeusseren, müssen aber aus später zu erörternden Gründen als G e n i t a l z e l l e n angesehen werden. Die erwähnte längliche Vertiefung ist als G e s c h l e c h t s g r u b e aufzufassen.

Die Bildung der Embryonalhüllen erfolgt in typischer Weise und ist von WHEELER und CHOLODKOWSKY bereits beschrieben worden

2. Vergleich mit den Ergebnissen früherer Beobachter.

Die hier gegebene Darstellung von der Bildung des Mesoderms bei *Phyllodromia* weicht von der früherer Autoren in mancher Hinsicht ab. Am meisten stimme ich mit der von Wheeler (89) gegebenen Deutung überein. Die Geschlechtsgrube wurde von ihm als Blastoporus aufgefasst. Von dieser „incomplete invagination“ soll eine Schicht von Mesodermzellen nach vorn bis unter die Scheitellappen des Kopfes wandern, wo sie sich in zwei Hälften spaltet.

Die von der (relativ kleinen) Geschlechtsgrube nach vorn gehende Einwanderung ist somit schon von Wheeler in ganz zutreffender Weise beobachtet worden, nur erstreckt sich die Wanderung keineswegs so weit, was allein wegen der bedeutenden Länge des Keimstreifens nicht wahrscheinlich sein würde. Eine zweite Quelle des Mesoderms besteht ihm zufolge in einer direkten Abspaltung von Zellen des Ektoderms, und dies steht mit meinen Beobachtungen ganz in Uebereinstimmung. Die Abspaltung erfolgt allerdings nicht, wie Wheeler meint, durch „centripetal division“, sondern geht wohl beinahe regelmässig durch ein einfaches Auswandern von Zellen vor sich.

Zu einer abweichenden Anschauung ist Cholodkowsky (91) gelangt. Die Geschlechtsgrube wird auch von ihm als Gastrulaeinstülpung gedeutet, soll sich aber über die ganze Länge des Keimstreifens als „Primitivrinne“ erstrecken. An letzterer vollzieht sich dann durch eine mediane Invagination oder Immigration die Mesodermbildung.

Letztere Beobachtung, welche sich im Gegensatz zu denen von Wheeler und mir befindet, dürfte wohl durch die von Cholodkowsky angewendete, aber nicht recht geeignete Konservirung der Eier mit Perenyi'scher Flüssigkeit veranlasst sein. Bei Benutzung dieses Reagens quillt nämlich der Dotter über den Keimstreifen hinweg und bildet dort den vom Autor beschriebenen, normalerweise aber nicht vorhandenen, „äusseren Dotter“. Letzterer kann seinerseits wieder Einbuchtungen des Keimstreifens hervorrufen, welche selbstverständlich aber in keiner Weise mit der medianen Einstülpung (sogenannten Gastrularinne) anderer Insekteneier verglichen werden dürfen.

Auch die von Cholodkowsky neben der Primitivrinne noch beschriebenen vorderen und hinteren lateralen Einstülpungen können vielleicht auf ähnliche Weise eine Erklärung finden.

Zum Schluss sagt Cholodkowsky: „Untersuchungen zahlreicher Schnittserien machen es wahrscheinlich, dass an verschiedenen Stellen des Keimstreifens sich einzelne Zellen vom äusseren Blatte abspalten und an der Bildung des inneren Blattes beteiligen.“

Dieses Resultat hat durch die hier niedergelegten Untersuchungen eine vollkommene Bestätigung erfahren.

II. Vergleichende Uebersicht über die ersten Entwickelungsstadien bis zur Ausbildung des Keimstreifens.

Bezüglich der Struktur des reifen, aber noch unentwickelten Eies sind bei den im vorigen Abschnitt besprochenen Insektenformen zwei Haupttypen zu unterscheiden gewesen. Bei der einen Gruppe (repräsentirt durch *Forficula*) fand sich an der Eioberfläche eine umfangreiche Schicht von Bildungsdotter, das sogen. Weismann'sche Keimhautblastem, vor, bei der anderen (Blattiden und Grylliden) wurde diese Schicht vermisst.

Vergleichen wir dies Verhalten mit demjenigen bei anderen Insekten, so darf die für *Forficula* beschriebene Eigenschaft als die allgemeiner und weiter verbreitete angesehen werden. Es ist wenigstens das Vorhandensein eines Keimhautblastems bisher beschrieben worden bei Vertretern der Coleopteren von Heider (89) und Wheeler (89), der Dipteren von Weismann (63), der Lepidopteren von Bobretzky (78), der Hymenopteren von Grassi (84), der Hemipteren von Witlaczil (84) u. a. Für das Fehlen eines Keimhaut-

blastems sind bisher besonders eingetreten AYERS (84) für *Oecanthus*, BRANDT (69) für *Agrion*, WEISMANN (82) und KOROTNEFF (85) für *Gryllotalpa*, WEISMANN (82) für *Rhodites* und *Biorhiza*.

Ein prinzipieller Unterschied dürfte in dem Vorhandensein oder Fehlen des Keimhautblastems nicht zu erblicken sein, indem letzteres in verschiedener Mächtigkeit entwickelt sein kann, und indem dort, wo ein Keimhautblastem nicht nachzuweisen war, die Oberfläche des Dotters ebenfalls von einer zarten Plasmahaut überdeckt ist, welche eben nur noch nicht die Dicke einer selbständigen Schicht erreicht hat.

Immerhin haben wir aber wohl ohne Zweifel in dem Verhalten der Orthopteren (bei denen ein Keimhautblastem durchweg zu fehlen scheint) das ursprünglichere vor uns, während mit der Ausbildung des Blastems bei höheren Insekten ein komplizirterer Entwickelungstypus repräsentirt ist.

Bemerkenswert ist, dass *Forficula*, eine Form, welche sonst in vieler Hinsicht den Orthopteren so nahe steht, in dieser Beziehung sich ganz an die höher stehenden Insekten (Coleopteren) anschliesst. Wir werden sehen, dass dies nicht nur hier, sondern auch für zahlreiche andere Punkte der Embryonalentwickelung zutrifft.

Von dem Vorhandensein oder Fehlen des Keimhautblastems ist die Gestalt des späteren Blastoderms abhängig. Während dieses bei den Orthopteren im allgemeinen aus flachgedrückten kleinen Zellen besteht, wird es bei *Forficula* und den höheren Insekten aus kubischen oder cylindrischen Zellen zusammengesetzt.

Als ein fraglicher Punkt musste bisher die Herkunft der Dotterzellen angesehen werden, welche nach vollendeter Blastodermbildung im Innern des Insekteneies anzutreffen sind. Während manche Forscher, wie BOBRETZKY (78), BLOCHMANN (87), KOWALEVSKY (86), NUSBAUM (88), SCHMIDT (89), GRABER (89), HEIDER (89), WHEELER (89) u. a. beschreiben, dass die Dotterzellen aus den von Anfang an im Dotter zurückgebliebenen Furchungszellen hervorgehen, finden wir bei anderen ebenso bestimmt die gegenteilige Angabe, dass sie von Blastodermzellen abstammen, die erst nachträglich in den Dotter einwandern. Dies wurde z. B. von PATTEN (84) bei *Neophalax* beobachtet.

Bei *Aphis* findet nach den Mitteilungen von WILL (88) gleichfalls die Anlage der Dotterzellen vom Blastoderm aus statt, soll aber hier nur an einem bestimmten Pole desselben vor sich gehen.

Auch von vielen anderen Autoren wurde ausdrücklich hervorgehoben, dass sich Zellen von der Oberfläche ablösen und in den Dotter eindringen.

Es muss jedoch bemerkt werden, dass für eine Bildung von Dotterzellen gar nicht selten irrtümlich die Einwanderung der Paracyten gehalten worden ist, welche, wie ich oben beschrieb, gleichfalls in den Dotter gelangen. Letzteres trifft beispielsweise bei der von GRABER für *Melolontha* (88, 89) gegebenen Beschreibung zu.

Es ist endlich zu erwähnen, dass in einzelnen Fällen die Dotterzellen auch vollkommen fehlen können. Nach KOULAGUINE (92) gilt dies für parasitär lebende Hymenopteren.

Die vorstehenden Untersuchungen an Blattiden, Grylliden und Forficuliden haben ergeben, dass hinsichtlich des Ursprunges der Dotterzellen ein einheitliches Verhalten nicht existirt.

Bei *Forficula* bleibt ein Teil von Furchungszellen im Dotter zurück und letztere stellen die Dotterzellen dar. Bei *Gryllotalpa* wandern umgekehrt sämmtliche Furchungszellen zur Oberfläche, und die Dotterzellen werden später durch Ablösen einzelner Blastodermzellen geliefert. Dasselbe Verhalten konnte auch für die Blattiden (*Periplaneta*, *Phyllodromia*) als wahrscheinlich gelten.

Die Gattung *Gryllus* dürfte gewissermassen eine Uebergangsform darstellen. Es bleibt nämlich hier ein Teil von Zellen von vornherein im Dotter zurück, gleichwohl findet aber, wie wohl als sicher angenommen werden kann, noch ausserdem später eine Rückwanderung einzelner Blastodermzellen in den Dotter hinein statt.

Im Hinblick auf die Bildung des Blastoderms und der Dotterzellen bei Myriopoden ist es nicht unwahrscheinlich, dass das Verhalten gewisser Orthopteren, bei denen noch sämmtliche Furchungsprodukte zu Blastodermzellen werden, als das ursprünglichere anzusehen ist [1]).

---

1) Diese Ansicht ist auch schon im Lehrbuch von KORSCHELT und HEIDER (92) ausgesprochen worden.

Es mag darauf hingewiesen werden, dass *Forficula* demgemäss ein abgeleiteteres Verhalten aufweisen würde und jedenfalls auch in dieser Beziehung wieder mehr mit manchen Coleopteren als mit den genannten Orthopteren übereinstimmt.

Durch intensive Zellvermehrung in einer bestimmten Partie des Blastoderms entsteht die Embryonalanlage, der sog. Keimstreifen. Die Abschnitte des Blastoderms, aus welchen der letztere hervorgeht, sind, wie zugleich auch die Grösse des Keimstreifens selbst, bei den einzelnen Insekten keineswegs immer übereinstimmend.

Unter den hier besprochenen Formen war die Embryonalanlage am umfangreichsten bei den rundlichen Eiern von *Forficula* und *Gryllotalpa*, verhältnismässig gross war sie auch noch bei *Phyllodromia*, dagegen muss der am Hinterende der langgestreckten Eier von *Gryllus* und *Periplaneta* sich entwickelnde Keimstreifen als äusserst klein im Verhältnis zur Gesammtgrösse des Eies bezeichnet werden.

Aehnliche Erscheinungen sind auch bei anderen Insekten bekannt geworden und haben Veranlassung dazu geboten, dass Graber (90, pag. 20) daraufhin eine Einteilung der Insektenkeimstreifen in langkeimige „tanyblastische" und kurzkeimige „brachyblastische" vorgeschlagen, welche dann noch weiter in ankyloblastische und orthoblastische unterschieden werden.

Einen reellen Wert dürfte die Aufstellung solcher Gruppen kaum beanspruchen dürfen, denn sogar nächstverwandte Formen (*Periplaneta* und *Phyllodromia*, *Gryllus* und *Gryllotalpa*) müssten hiernach getrennt und in verschiedene Abteilungen untergebracht werden.

Eine interessante Erscheinung ist, dass bei *Gryllotalpa*, *Forficula* und *Phyllodromia* zuerst die Seitenflächen des Keimstreifens angelegt werden, während die mittlere Partie mit Ausnahme ihres hintersten Abschnittes anfangs in der Entwickelung zurückbleibt. Dieses Verhalten, welches augenscheinlich durch die Grösse der Embryonalanlage bedingt ist, wurde meines Wissens bisher nicht beschrieben.

Bei der Anlage des Keimstreifens kommt es nicht selten vor, dass sich an bestimmten Punkten die Blastodermzellen lebhafter teilen, sich in konzentrischen Kreisen anordnen und damit sogen. Bildungscentren bilden, welche erst nachträglich miteinander vereinigt werden. Hierauf hat wohl zum ersten Male Cholodkowsky (89) bei *Phyllodromia* aufmerksam gemacht. Es zeigt sich das Gleiche auch bei *Gryllotalpa*, bei *Xiphidium* nach Wheeler (93) und bei *Chalicodoma* nach Carrière (90).

Eine Analogie findet diese Erscheinung in ähnlichen Entwickelungsverhältnissen der Embryonalanlage bei Crustaceen. Es sei hier nur auf die bekannte Arbeit von Reichenbach (88) über die Entwickelung von *Astacus* hingewiesen.

Die weitere Entwickelung des Keimstreifens beginnt mit der Ausbildung einer tieferen Zellenschicht, welche ich als Mesoderm bezeichnet habe.

Die Anlage der letzteren kann entweder durch Einwanderung einzelner Zellen oder durch Einstülpung einer Zellengruppe oder auch durch seitliche Ueberwallung einer bestimmten Zellenschicht vor sich gehen. Es kann die Mesodermbildung allein auf die Medianlinie des Keimstreifens beschränkt sein, oder in den seitlichen Abschnitten desselben ebenfalls stattfinden.

Alle diese verschiedenen Modifikationen waren bei den hier zur Untersuchung gekommenen Insekten zu beobachten, und es mag der leichteren Uebersicht halber eine kurze Zusammenstellung der einzelnen Fälle folgen.

Forficula.

Es wandern zuerst in den Seitenteilen des Keimstreifens Zellen ein, welche jedoch degeneriren. Ich habe sie als Paracyten bezeichnet. Das eigentliche Mesoderm bildet sich aus einer in der ventralen Mittellinie befindlichen Wucherungszone, die als Ganzes in Folge einer seitlichen Ueberwachsung von den Rändern her in die Tiefe sinkt.

Am Vorderende greift keine Einsenkung mehr Platz, sondern es geht nur noch eine Einwanderung von Mesodermzellen, und zwar auch in den lateralen Teilen, vor sich.

Gryllus.

Die Einwanderung der Mesodermzellen findet hauptsächlich innerhalb der Medianlinie statt. Durch den Einwanderungsprocess wird eine längsverlaufende Rinne hervorgerufen, welche bei *Gryllus dom.* schmal und wenig tief ist, bei *Gryllus camp.* dagegen stellenweise die Form eines sich einkrümmenden Zellenrohres annimmt.

Unabhängig von der medianen Rinne gelangen auch lateralwärts Mesodermzellen ins Innere.

Gryllotalpa.

Wie bei *Forficula* findet die erste Einwanderung von Zellen in den seitlichen Partien des Keimstreifens statt. Diese Zellen degeneriren späterhin (Paracyten). Im Anschluss hieran findet die Bildung der eigentlichen Mesodermschicht statt. Es geht dieselbe durch Einwanderung isolirter Zellen vor sich, welche hauptsächlich in den Seitenteilen von der oberflächlichen Zellenlage sich ablösen. Eine mediane Rinne, aus der das Mesoderm hervorgehen könnte, ist bei *Gryllotalpa* nicht vorhanden.

Phyllodromia.

Ebensowenig wie bei der vorigen Form entwickelt sich hier jemals eine mediane Rinne. Das Mesoderm wird durch Einwanderung einzelner Zellen gebildet, die an beliebigen Stellen des Keimstreifens stattfindet.

Periplaneta.

In ähnlicher Weise wie bei *Gryllus* prägt sich eine mediane Rinne aus, von deren Boden die Mesodermelemente sich ablösen.

Unabhängig hiervon, aber gleichzeitig damit, ist eine sehr lebhafte Einwanderung auch in den Seitenteilen zu beobachten.

Der Prozess der Mesodermbildung, welcher von einer in der Medianlinie befindlichen Einstülpung seinen Ausgang nimmt, ist bei den Orthopteren allgemein verbreitet. Es ist eine mediane Rinne bisher beschrieben worden für Acrididen, von Graber (88 b) bei *Stenobothrus*; für Locustiden, von Wheeler (93) bei *Xiphidium*; für Grylliden, von Ayers (84) bei *Oecanthus*, von Wheeler (93) und mir bei *Gryllus*; für Mantiden, von Viallanes (91) bei *Mantis religiosa*, von Wheeler (93) bei *Stagmomantis carolina*; für Blattiden, von mir bei *Periplaneta*.

Desgleichen wurde die mediane Rinne bei den höheren Insekten bisher in allen Fällen angetroffen.

Es ist dies mit ein Grund gewesen, die mediane Rinne als Gastrulaeinstülpung aufzufassen, und man dürfte gegenwärtig die Ansicht allgemein vertreten finden, dass das Stadium einer medianen Einstülpung im Laufe der Entwickelung sämmtlicher Insekten vorhanden ist.

Von besonderer Wichtigkeit halte ich daher den hier erbrachten Nachweis, dass eine derartige Rinne bei *Phyllodromia* und *Gryllotalpa* thatsächlich niemals auftritt, und dass auch bei anderen Insekten die Mesodermbildung keineswegs an eine mediane Rinne gebunden ist.

Hinsichtlich der theoretischen Schlussfolgerungen, welche sich hieran anknüpfen lassen, muss auf ein späteres Kapitel verwiesen werden.

Unabhängig vom Mesoderm werden die Geschlechtszellen gebildet. Bei den von mir untersuchten Insekten kommen die Geschlechtszellen stets am Hinterende des Keimstreifens

in der Medianlinie zur Anlage. Häufig ist zu beachten, dass daselbst, während die Einwanderung der Zellen vor sich geht, eine grubenförmige Vertiefung, die ich als Geschlechtsgrube bezeichnet habe, zur Ausbildung gelangt.

Ein Vergleich mit der Entstehung der Geschlechtszellen bei anderen Insekten soll ebenfalls erst an anderer Stelle ausgeführt werden.

Kapitel II.

Die Entwickelung der Körpergestalt.

I. Eigene Beobachtungen[1]).

a) *Forficula.*

Sobald die Keimhüllen auftreten, macht sich am Keimstreifen von *Forficula* ein intensives Längenwachstum geltend. Das Kopfende mit den beiden Scheitellappen bleibt hierbei unbeweglich, das Hinterende dagegen, welches schon vorher den (hinteren) Eipol umfasste, krümmt sich nun vollständig um diesen herum, gelangt auf die Dorsalseite und wächst an dieser, sich immer stärker ausdehnend, zum vorderen Pol hin.

Gerade *Forficula* ist für das Studium des eben geschilderten Vorganges ein besonders günstiges Objekt, indem bekanntlich der vordere Eipol durch das grosse Micropylefeld in einer sehr auffallenden Weise gekennzeichnet ist, so dass Irrtümer zwischen vorn und hinten hier nicht vorkommen können.

Mit dem beschriebenen Wachstumsprozess geht der Keimstreifen in das Stadium der dorsalen Krümmung, wie ich es bezeichnen will, über. Die Veranlassung zu demselben ist, wie ausdrücklich hervorgehoben werden mag, lediglich in einem starken, nach hinten gerichteten Längenwachstum des Keimstreifens gegeben, welches bei der rundlichen Gestalt des Eies ganz naturgemäss zu der erwähnten Krümmung führen muss.

Erst sekundär und später, wenn das Hinterende des Keimstreifens den vorderen Eipol bereits erreicht hat, erfolgt auch noch ein geringfügiges Zurückweichen des Kopfendes nach hinten. Wir haben hierin aber etwa keine Rückwärtsbewegung des ganzen Vorderkörpers zu erblicken, sondern nur eine schwache Verkürzung des Keimstreifens, die durch ein jetzt eintretendes schärferes Abschnüren der einzelnen Körpersegmente von einander bedingt ist.

Einen Keimstreifen in dem dorsal gekrümmten Stadium zeigt Fig. II. Man bemerkt, dass das Hinterende auch noch um den ganzen vorderen Eipol herum gewachsen ist und sich dadurch wieder der Ventralfläche des Eies zuwendet. Beinahe die ganze Oberfläche des Eies ist nun (in der Medianlinie) vom Keimstreifen bedeckt, der nur ein kleines Stück der Ventralseite noch frei lässt.

Ausnahmsweise kommt es vor, dass das Kopfende des Keimstreifens in diesen Stadien bis zum vorderen Eipol reicht. In solchen Fällen bildet der Keimstreifen einen geschlossenen Ring. Es ist ferner zu erwähnen, dass der Keimstreifen nicht immer genau in der Medianlinie verbleibt, sondern dass besonders sein Hinterende häufig nach rechts oder links abweicht, womit er dann ein schief über die Eioberfläche gelegtes Band darstellt. Aehnliche Verhältnisse sind gelegentlich auch bei anderen Insektenembryonen zu beobachten.

---

1) In der kürzlich von mir veröffentlichten Schrift: Die Segmentirung des Insectenkörpers (Abhandl. d. Kgl. Preuss. Acad. Wiss. 1895) ist die Bildung des Körpers von *Forficula, Periplaneta* und *Gryllotalpa* in eingehender Weise behandelt.

Die Segmentirung tritt ein, während das Hinterende gegen den vorderen Eipol auswächst. Sie erfolgt im wesentlichen in der Richtung von vorn nach hinten und ist sogleich die definitive.

Mit der Abgrenzung der einzelnen Körpersegmente steht das Auftreten der Gliedmassenpaare im engsten Zusammenhang.

Von letzteren sind es zuerst die Antennen, welche an der nach hinten gewendeten Seite der Scheitellappen und zwar an deren medialer Kante als zipfelförmige Anhänge nach hinten auswachsen (Fig. 9).

Gleichzeitig damit erscheinen die drei Thoraxbeinpaare. Sie entwickeln sich am lateralen hinteren Rande der Brustsegmente und wachsen überraschend schnell in die Länge, wobei sie, schräg nach den Seiten und nach hinten gerichtet, sich an der Dotterfläche entlang schieben (Fig. II). Gerade wie die eben genannten Extremitäten entstehen dann an den beiden Maxillarsegmenten die Kieferpaare, an denen von vornherein drei selbständige Aeste zu erkennen sind, aus denen Lobus internus, Lobus externus sowie der Palpus hervorgehen.

Zuletzt endlich wölben sich als zwei Höckerchen die Mandibeln hervor. Letztere kommen erst eine Strecke h i n t e r den Antennenanlagen zum Vorschein. Der zwischen den beiden zuletzt genannten Gliedmassenpaaren liegende Raum entspricht, wie aus der Gliederung des Mesoderms und der Differenzirung des Gehirns hervorgeht, gleichfalls einem Segmente. Es ist das sog. Vorkiefersegment (Segment des Tritencephalum), welches bei *Forficula* (wie bei den meisten Insekten) freilich extremitätenlos bleibt (Fig. 9 *Vks*).

Erst nach dem Auftreten der Kopf- und Brustanhänge kommt es auch zur Segmentirung und Extremitätenbildung an dem langgestreckten Abdominalabschnitt (Fig. 10). Dieser Prozess schreitet aber bei *Forficula* nur äusserst langsam vorwärts und ist erst vollzogen, wenn die Thoraxextremitäten bereits eine beträchtliche Länge erreicht haben.

Auch die abdominalen Extremitätenpaare treten in der Reihenfolge von vorn nach hinten auf und entspringen, gerade wie die oben genannten Gliedmassen, an dem lateralen hinteren Rande der betreffenden Segmente. Das letzte (11.) Paar von ihnen eilt in der Entwickelung den übrigen etwas voran. Es ist nach vorn gewendet, erlangt rasch eine bedeutende Grösse und wird zu den Z a n g e n des Ohrwurms. Der Anlage nach entsprechen diese vollständig den Cerci der Orthopteren und sind daher auch als solche zu bezeichnen.

Fig. II.

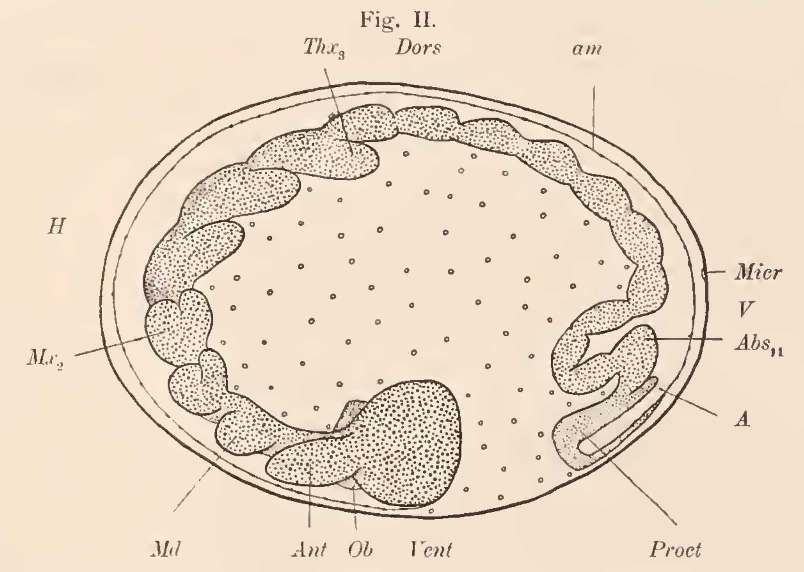


Fig. II. Ei von *Forficula* mit dorsal gekrümmtem Keimstreifen. *A* = After. Abs_{11} = elftes Abdominalsegment. *am* = Amnion. *Ant* = Antenne. *Dors* = Dorsalseite. *H* = Hinterende. *Md* = Mandibel. *Micr* = Micropyle. Mx_2 = zweite Maxille. *Ob* = Oberlippe. *Proct* = Proctodäum. Thx_3 = dritte Thoraxextremität. *V* = Vorderende. *Vent* = Ventralseite.

Die Lagerungsbeziehung der Antennen zur Mundöffnung ist bei *Forficula* dieselbe wie bei Orthopteren, d. h. die ersteren erscheinen zu den Seiten und etwas h i n t e r der letzteren. Die Mundeinstülpung ist eine rundlich-ovale, flache Grube (Fig. 9 *O*). Ich habe mich nicht davon überzeugen können, dass sie direkt aus der medianen Einstülpung, welche zur Bildung des Mesoderms führte, hervorgeht. Der hintere Rand der Mundöffnung ist lippenförmig verdickt. Vor derselben erhebt sich ein umfangreicher medianer Wulst, welcher die beiden Scheitellappen voneinander trennt, es ist die Anlage der Oberlippe und des Clypeus (Fig. 9 *Ob*). Die erstere bekommt später an ihrem nach hinten gewendeten freien Rande eine Einkerbung und erscheint dadurch aus zwei symmetrischen Hälften zusammengesetzt.

Die Afteröffnung (Figg. II, 10 *A*) kommt erst etwas später zum Vorschein als die Mundöffnung. Besonders beachtenswert ist der Ort ihrer Entstehung. Die Analeinstülpung befindet sich nämlich anfangs nicht etwa im, sondern h i n t e r dem 11. Abdominalsegment. Es ist daher nicht zulässig, sie diesem

Segmente zuzurechnen. Der After entsteht vielmehr in einem selbständigen 12. Abdominalabschnitt, der als Analsegment zu bezeichnen ist. Die Oeffnung selbst stellt eine relativ weite Querspalte dar, und zwar liegt sie anfangs genau am vorderen Eipol.

Mit der äusseren Segmentirung geht gleichzeitig auch eine entsprechende Gliederung des Mesoderms Hand in Hand, welche indessen erst später ausführlich beschrieben werden soll. Desgleichen wird die zur Zeit der Extremitätenbildung zu beobachtende mediane Rinne (Neuralrinne) an anderer Stelle eine Berücksichtigung zu finden haben.

Wie dies bisher bei allen Orthopteren beobachtet wurde, schlägt sich auch beim Keimstreifen von *Forficula* das hinterste Ende des Abdomens ventralwärts ein. Die hierdurch entstehende Krümmung bezeichne ich als Caudalkrümmung. Durch dieselbe wird eine Knickung hervorgerufen, welche sich zwischen dem 9. und 10. Abdominalsegment befindet (vergl. Fig. II und Fig. 10). Später wird aber das ganze 9. Segment in die Umbiegungsstelle eingezogen und liegt dann am Grunde derselben (Fig. IV). Während sich nunmehr sämmtliche Extremitäten stärker entwickeln, kommt es an der Basis derselben im vorderen Abschnitte der Segmente zu grubenförmigen Einsenkungen, den Anlagen der Stigmen. Von letzteren treten im Ganzen 10 Paare auf (Fig. III und V), und zwar am Meso-, am Metathorax und den ersten 8 Abdominalsegmenten. Die Anlage der Mesothorakalstigmen findet etwas frühzeitiger statt als die der übrigen, ähnlich wie dies bei anderen Insekten festgestellt werden konnte.

Zwei weitere kleine, am 10. Abdominalsegment (Fig. IV und V *Stbl*) auftretende, Gruben werden zu den sog. Stinkblasen. Die verschiedenen im Bereiche des Kopfes auftretenden Einstülpungen sind bei Betrachtung in toto nicht genügend zu erkennen und sollen vorläufig daher nicht aufgezählt werden.

Fig. III.

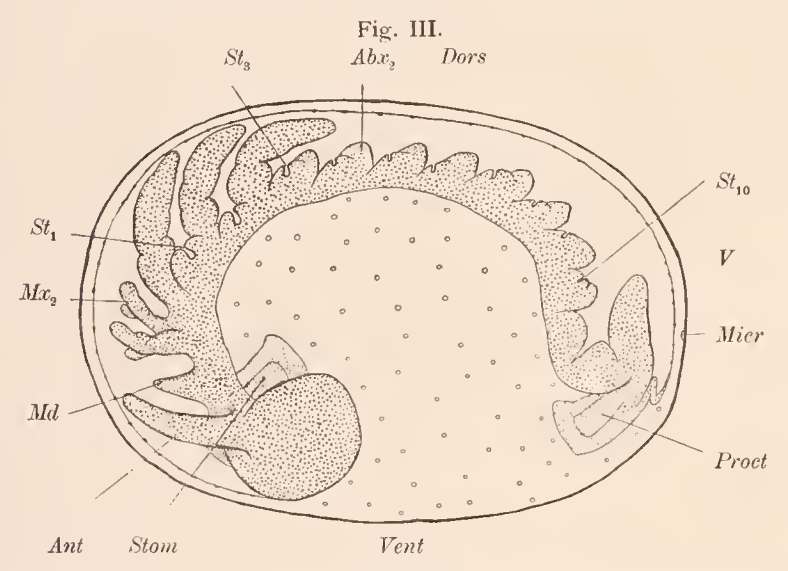


Fig. III. Ei von *Forficula* nach Anlage sämmtlicher Extremitätenpaare. Abx_2 = zweite Abdominalextremität. *Ant* = Antenne. *Dors* = Dorsalseite. *Md* = Mandibel. *Micr* = Micropyle. Mx_2 = zweite Maxille. *Proct* = Proctodäum. St_1 = erstes Thorakalstigma. St_3 = erstes Abdominalstigma. St_{10} = achtes Abdominalstigma. *Stom* = Stomodäum. *V* = Vorderende. *Vent* = Ventralseite.

Wie dies die nebenstehende Fig. III erkennen lässt, hat sich jetzt das Vorderende des Keimstreifens weiter zum hinteren Eipol hinbewegt: die Folge einer stärkeren Verkürzung des gesammten Körpers. Die bedeutend ansehnlicher gewordenen Extremitäten liegen jetzt nicht mehr der Dotteroberfläche auf, sondern erstrecken sich frei in die Amnionhöhle hinein.

Die Abdominalextremitäten haben zu dieser Zeit den Höhepunkt ihrer Entwickelung erreicht. Zu bemerken ist, dass das Paar des ersten Segmentes sich in Gestalt und Aussehen nicht von den darauf folgenden unterscheidet. Es kommt somit bei *Forficula* nicht zur Ausbildung der eigentümlich differenzirten Extremitäten, welche am 1. Hinterleibssegment so vieler Insektenembryonen beschrieben worden sind.

Auch die innere Organisation hat in dem eben beschriebenen Stadium schon sehr erhebliche Fortschritte gemacht. Aus dem Mesoderm haben sich die wichtigsten Muskelgruppen und der Fettkörper differenzirt, die Geschlechtsdrüsen mit ihren Ausführungsgängen sind bereits angelegt. Der Keimstreifen hebt sich nunmehr vom Dotter ab, so dass zwischen ihm und dem letzteren eine weite Blutlakune zu Stande kommt, welche gleichzeitig als Anlage der definitiven Leibeshöhle zu betrachten ist. Stomo- und Proctodäum werden zu tiefen Taschen, und an dem letzteren treten als divertikelartige Ausstülpungen die Malpighi'schen Gefässe hervor. Selbst die später noch eingehend zu besprechenden Anlagen des Mitteldarmes beginnen am Dotter auszuwachsen.

Alle wesentlichen Organe des späteren Insektes sind somit in ihren Grundzügen bereits vorhanden.

Es erübrigt nunmehr allein noch, dass der bislang nur ventral entwickelte Keimstreifen auch einen dorsalen Abschluss gewinnt, und der Embryo hinsichtlich seiner äusseren Gestalt sich ebenfalls der Form des ausgebildeten Tieres nähert.

Die hierzu nötigen Gestaltsveränderungen werden mit dem Sprengen der Embryonalhüllen eingeleitet. Nachdem, vielleicht durch stärkere Absonderung von Amnionflüssigkeit, das ganze Ei eine mehr kugelige Gestalt bekommen, verschmelzen Amnion und Serosa in der Medianlinie am Kopfende und reissen an der Verbindungsstelle ein. Durch die Rissstelle tritt Kopf und Thorax des Embryos hindurch, und bald folgt der Abdominalteil nach, der sich damit von der Dorsalseite des Eies zurückzieht. Der gesammte Embryonalkörper gelangt durch diesen als Umrollung (Fig. IV) zu bezeichnenden Vorgang an die Ventralseite des Eies.

Das Vorderende reicht jetzt bis zum vorderen, das Hinterende zum hinteren Pol. Der ganze Körper erscheint verkürzt, ist aber mit Ausnahme der noch erhaltenen Caudalkrümmung gerade gestreckt. Der Dotter liegt dorsalwärts vom Körper und hat durch das zurückgestreifte Amnion einen provisorischen Abschluss gegen die Eischale gefunden. Die seröse Hülle, noch aus den charakteristischen grossen Zellen bestehend, hat sich kapuzenartig über den Dotter zurückgezogen und bildet in der Nackengegend ein scheibenförmiges, mit eigenartigen Wülsten versehenes sog. Dorsalorgan (Fig. V *ser*).

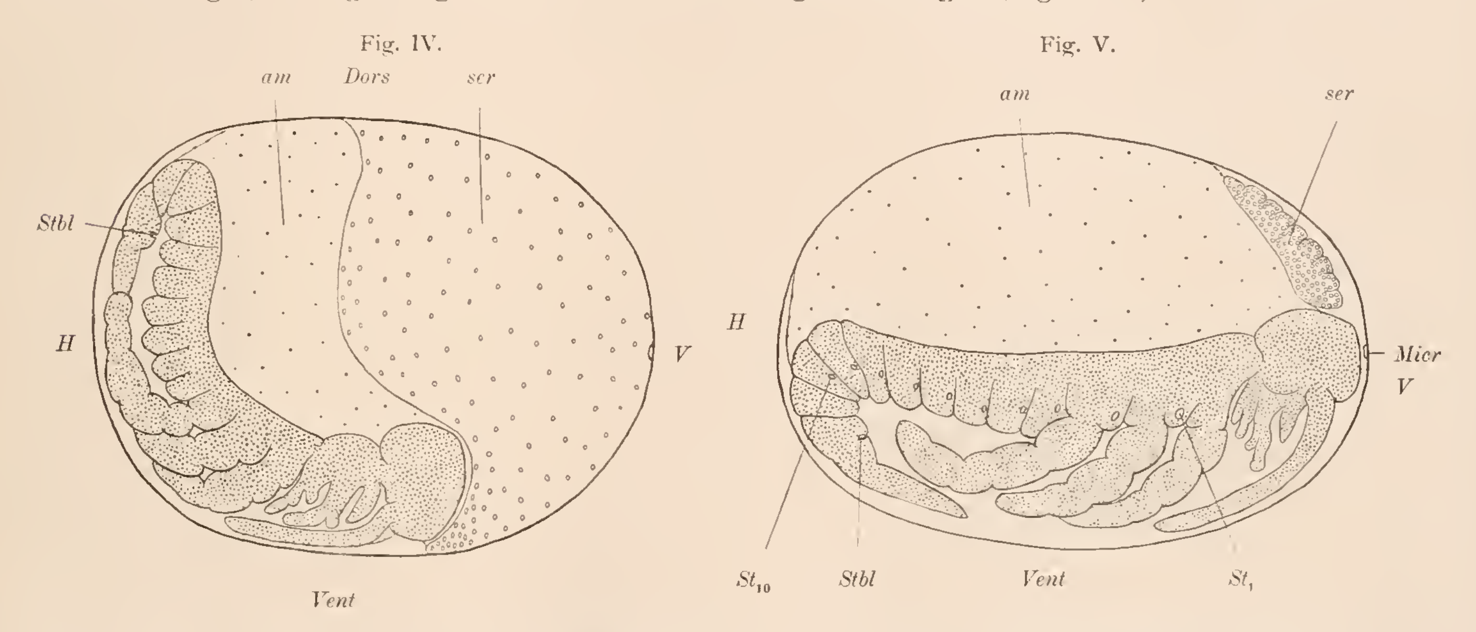


Fig. IV. Der Keimstreifen in der Umrollung begriffen, hat sich von der Dorsalfläche des Eies zurückgezogen. *am* = Amnion. *Dors* = Dorsalseite. *H* = Hinterende. *ser* = Serosa. *Stbl* = Stinkblase. *V* = Vorderende. *Vent* = Ventralseite.

Fig. V. Ei von *Forficula* nach der Umrollung des Keimstreifens, welcher sich an der Ventralseite des Eies befindet. *am* = Amnion. *H* = Hinterende. *Micr* = Micropyle. *ser* = Serosa (Dorsalorgan). St_1 = erstes Thorakalstigma. St_{10} = achtes Abdominalstigma. *Stbl* = Stinkblase. *V* = Vorderende. *Vent* = Ventralseite.

Bald darauf zieht sich der Embryonalkörper noch stärker zusammen. Die einzelnen Segmente schieben sich jetzt förmlich ineinander und der Embryo krümmt sich wiederum ein. Dieses Mal aber nach der Ventralseite, also gerade in entgegengesetzter Richtung wie früher.

Es biegt sich einmal der Kopf nach der Ventralfläche um, während ein zweiter Knick zwischen dem 3. und 4. Abdominalsegmente eintritt. Der hintere Teil des Abdomens stellt sich damit beinahe rechtwinkelig zum vorderen und zum Thorax.

Die Körperränder schliessen sich nunmehr rasch, von hinten beginnend, in der dorsalen Medianlinie. Nur in der Nackengegend bleibt noch lange Zeit eine offene Stelle erhalten, an welcher das Dorsalorgan durch einen dünnen Verbindungsgang mit dem Dotter kommunizirt. Durch diese, gewissermassen einem Nabel entsprechende, Stelle wird die Serosa später in den Dotter eingezogen, wo in bekannter Weise ihre Zellen degeneriren und zerfallen.

Auch das Amnion geht zu Grunde. Wenn die Körperränder zur Dorsalseite emporrücken, zeigen

die Amnionzellen Rückbildungserscheinungen. Sie gelangen in das Innere, wo noch später ihre zerfallenden Reste teils in der Leibeshöhle, teils an der Dotteroberfläche nachgewiesen werden können (Fig. 44 *amr*).

Die hakenförmige Krümmung des Embryo tritt im Laufe der weiteren Entwickelung immer stärker hervor. Das 10. und 11. Abdominalsegment verlieren ihre Selbständigkeit. Das letztere verschmilzt mit dem Analabschnitt, vom ersteren bleibt nur die dorsale Partie erhalten. Die 10 ersten Gliedmassenpaare des Abdomens werden flach und gehen in die Bildung der Bauchplatten ein. Die Cerci liegen zwischen den lang ausgewachsenen Antennen, die Thoraxbeine zusammengefaltet in dem vom Körper eingeschlossenen Raum (Fig. 45).

Die innere Organisation nähert sich ihrer definitiven Ausbildung. Schon am lebenden Ei sieht man jetzt die braunrot pigmentirten Facettenaugen, sowie die ebenso gefärbten Kiefer durch das dünne Chorion hindurchscheinen. Ein in der Medianlinie, etwas vor der noch immer sichtbaren Micropyle[1]) befindlicher schwarzer Punkt kennzeichnet die Stelle, an welcher sich ein Eizahn entwickelt hat. Dieser ist mit seiner Spitze hakenförmig nach vorn gekrümmt, er entwickelt sich als cuticulare Abscheidung eines aus Hypodermiszellen bestehenden zapfenartigen Vorsprunges an dem als „Frons" bezeichneten Teile des Vorderkopfes (Fig. 44, 45 *Ez*).

Mit Hilfe des Eizahnes wird schliesslich das Chorion zersprengt, und unter pumpenden Bewegungen, durch Verschlucken von Luft, ähnlich wie dies Cholodkowsky (91) für *Phyllodromia* beschrieb, arbeitet sich das junge Tier aus der Schale heraus.

Der Eizahn, welcher in Zusammenhang mit der von der Hypodermis ausgeschiedenen Chitincuticula steht, wird mit dieser zusammen beim Ausschlüpfen abgeworfen.

b) *Periplaneta.*

Der Keimstreifen reicht bei *Periplaneta* schon gleich von seiner ersten Anlage an bis zum Hinterende des Eies (Fig. VI). Nachdem er von den Embryonalhüllen umwachsen wurde, beginnt eine Periode starken Längenwachstums, und zwar dehnt sich der Keimstreifen nur nach hinten aus, während wie bei

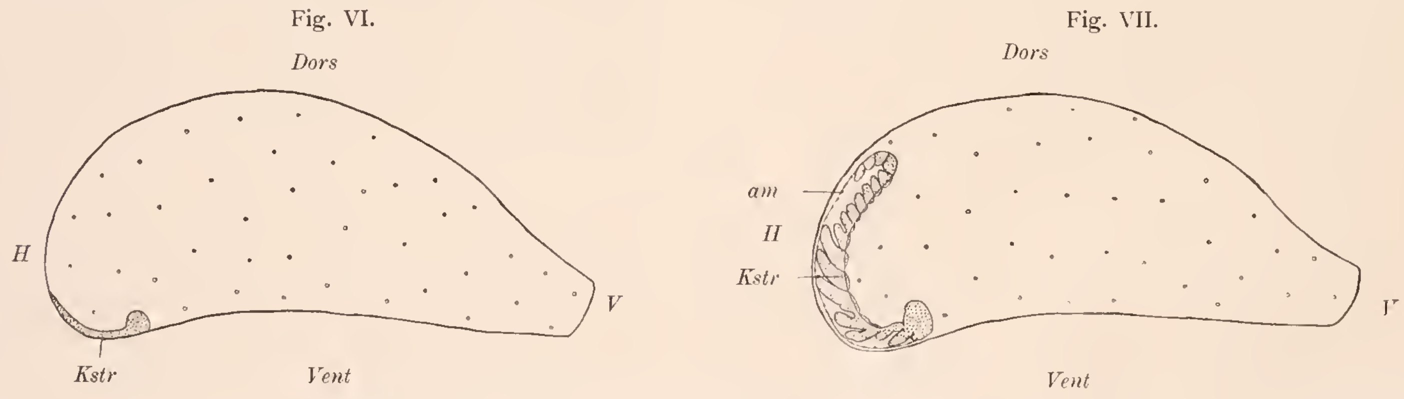


Fig. VI. Ei von *Periplaneta* mit am Hinterende befindlichem Keimstreifen. *Dors* = Dorsalseite. *H* = Hinterende. *Kstr* = Keimstreifen. *V* = Vorderende. *Vent* = Ventralseite.

Fig. VII. Ei von *Periplaneta* mit dorsal gekrümmtem Keimstreifen. *am* = Amnion. *Dors* = Dorsalseite. *H* = Hinterende. *Kstr* = Keimstreifen. *V* = Vorderende. *Vent* = Ventralseite.

Forficula das Kopfende unbeweglich bleibt. Es ist klar, dass bei diesem Vorgange das Hinterende um den Eipol herum auf die Dorsalseite des Eies gelangen muss. Der Keimstreifen erscheint in Folge dessen hakenförmig gebogen, er befindet sich im Stadium der Dorsalkrümmung (Fig. VII).

In dieser Stellung vollzieht sich die Bildung der Extremitätenpaare, sowie die Körpersegmentirung. Ich brauche indessen nicht auf diesen Vorgang ausführlicher einzugehen, da er ganz mit dem bereits geschilderten Verhalten von *Forficula* übereinstimmt.

1) Die Micropyle liegt oberhalb der Hinterhauptsregion. Unter den Hunderten von Embryonen, die zur Untersuchung kamen, fand ich nur einen einzigen, welcher, obwohl vollständig normal ausgebildet, gerade die entgegengesetzte Lage im Ei innehatte. Bei ihm befand sich statt des Kopfes das Hinterende am Micropylepol.

Die äussere Gestalt des Embryos mit der charakteristischen Caudalkrümmung der letzten Abdominalsegmente zeigen überdies die Figg. VII bis IX.

Erwähnenswert ist nur der Umstand, dass die Extremitätenpaare des Kopfes, Thorax und Abdomens ihrer ersten Anlage nach bei *Periplaneta* untereinander eine sehr grosse Uebereinstimmung zeigen (Fig. VII). Die später vorhandenen tiefgreifenden Differenzen zwischen denselben, welche bei *Forficula* sogleich sichtbar waren, machen sich hier erst nach und nach geltend. Man wird wohl nicht fehlgehen, wenn man in dem Verhalten von *Periplaneta* einen ursprünglicheren Zustand erblickt.

Im Gegensatz zu *Forficula* entwickelt sich das Extremitätenpaar des ersten Abdominalsegmentes zu eigentümlich modifizirten Anfängen, die in Gestalt und Ausbildung ganz den von PATTEN (84), WHEELER (90) und CHOLODKOWSKY (91) bei *Phyllodromia* beschriebenen Organen (Pleuropodien) gleichen. Mit letzteren stimmen sie sogar in histologischen Eigentümlichkeiten, z. B. in der distalen Lagerung der grossen Zellkerne, vollständig überein, wie dies bereits von WHEELER (90) vermutet wurde.

Das 11. abdominale Extremitätenpaar liefert die Cerci, das 9., welches hier im Laufe der Embryonalentwickelung nicht zu Grunde geht, die Styli.

Die Afteröffnung kommt bei *Periplaneta* erst auffallend spät zum Vorschein. Wie bei *Forficula* befindet sie sich auch hier nicht im 11. Abdominalsegment, sondern hinter demselben am äussersten Ende des Keimstreifens, so dass die hintere Wand des Afters beinahe direkt in die Amnionfalte sich fortsetzt.

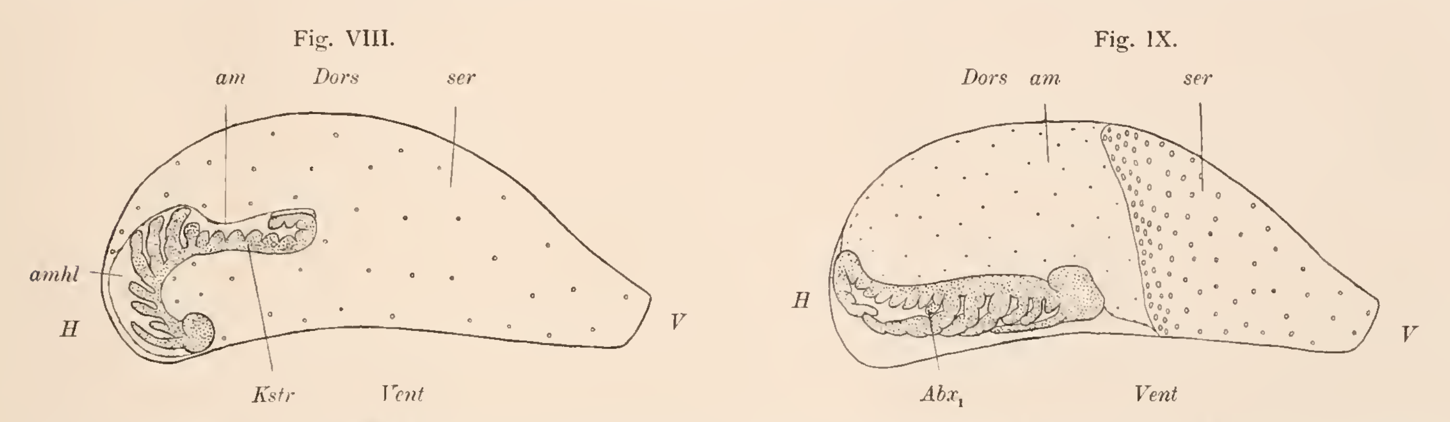


Fig. VIII. Ei von *Periplaneta*. Der Keimstreifen ist in den Dotter eingestülpt. *am* = Amnion. *amhl* = Amnionhöhle. *Dors* = Dorsalseite. *H* = Hinterende. *Kstr* = Keimstreifen. *ser* = der von der Serosa überkleidete Dotter. *V* = Vorderende. *Vent* = Ventralseite.

Fig. IX. Ei von *Periplaneta* während der Umrollung des Keimstreifens. Abx_1 = erste Abdominalextremität. *am* = Amnion. *Dors* = Dorsalseite. *H* = Hinterende. *ser* = Serosa (Dorsalorgan). *V* = Vorderende. *Vent* = Ventralseite.

Ueber die Anlage der 10 Stigmenpaare ist nichts Besonderes hervorzuheben. Die für *Forficula* beschriebenen Einstülpungen am 10. Abdominalsegment, welche zu Stinkblasen werden, fehlen den Blattiden.

Während so im Stadium der dorsalen Krümmung die äussere Gestalt sich ausprägt, legen sich gleichzeitig auch im Innern die wichtigsten Organe an.

Später reissen die Embryonalhüllen ein, und es erfolgt die Umrollung, durch welche der Keimstreifen wieder ganz auf die Ventralfläche gelangt. Er ist nunmehr wieder gerade gestreckt und wächst, mit dem Vorderende nach dem vorderen Eipol gewendet, an der Ventralseite empor (Fig. IX). Eine ventrale Krümmung tritt in der Folge nicht ein.

Bei der Umrollung zieht sich die Serosa sackförmig über den Dotter hin und bildet ein Rückenorgan (*ser*), welches dem von anderen Autoren bei *Phyllodromia* beschriebenen gleicht. Auch das Amnion dürfte bei *Periplaneta* zu Grunde gehen.

Einige Modifikationen der Dorsalkrümmung müssen noch eine Erwähnung finden. Es spielt sich dieselbe durchaus nicht immer in der beschriebenen und in Fig. VII abgebildeten Weise ab Sehr häufig bewegt sich auch das Vorderende zum hinteren Eipol, und der Keimstreifen gelangt damit ganz an die Dorsalseite des Eies. Ferner geht gleichzeitig mit der dorsalen Krümmung fast bei allen Embryonen eine Krümmung auch um deren Längsachse Hand in Hand. Dieselbe ist wohl durch den Widerstand zu

erklären, welche der Keimstreifen bei seiner Rückwärtsbewegung findet, wenn er zwischen Dotter und Eischale sich einschiebt.

Von Interesse ist weiter, dass bei der erwähnten Rückwärtsbewegung das Hinterende des Abdomens sich gar nicht selten in den Dotter einbohrt (Fig. VIII). Ja, in einzelnen Fällen war zu beobachten, dass der Keimstreifen sich beinahe völlig in den Dotter eingesenkt hatte. Nur der Kopf war bei diesen Embryonen an der Oberfläche verblieben, während der ganze übrige Körper sich inmitten der Dottermasse befand.

Ein solches anormales Verhalten des Keimstreifens von *Periplaneta* erinnert an das normale Versinken des Keimstreifens in den Dotter, welches, wie wir sehen werden, bei den Grillen die Regel darstellt.

c) *Phyllodromia* und *Ectobia.*

Die Ausbildung der äusseren Gestalt dieser beiden nahe verwandten Blattiden habe ich hier nicht nötig zu behandeln, weil dies bereits von Wheeler (89) und Cholodkowsky (89 und 91) für *Phyllodromia* zur Genüge geschehen ist. Eine dorsale Krümmung findet, wie bei *Phyllodromia*, so auch bei *Ectobia* nicht statt, indem der Keimstreifen dauernd an der Ventralseite verbleibt (Fig. 48).

Einen Anklang an die dorsale Krümmung anderer Insekten glaubte Wheeler (93) in dem Umstande zu finden, dass bei *Phyllodromia* der Körper sich zum Hinterende des Eies bewegt. Ich halte diesen Vergleich deswegen für unzulässig, weil letzterer Vorgang sich bei *Phyllodromia* erst nach Sprengung der Embryonalhüllen vollzieht, während die dorsale Krümmung sehr viel früher einzutreten pflegt. In dem später erfolgenden Auswachsen des Körpers von *Ectobia* und *Phyllodromia* zum vorderen Pol haben wir dagegen ganz denselben Prozess vor Augen, wie er nach der Umrollung bei so vielen anderen Insekten zu beobachten ist.

d) *Gryllus.*

Wie bereits in einem früheren Abschnitt geschildert wurde, legt sich der Keimstreifen von *Gryllus camp.* und *dom.* an der Ventralseite des Eies an und reicht mit seinem hintersten Ende bis zum hinteren Eipol (Fig. X, Figg. 65 und 66).

Der weitere Entwickelungsverlauf spielt sich dann ganz in der schon von Ayers (84) für *Oecanthus* angegebenen Weise ab. Es soll aber bei letzterer Form noch vor der eintretenden Dorsalkrümmung ein Zerfall des Keimstreifens in vier sog. Macrosomiten oder grössere Segmentgruppen erfolgen, welche sich erst später in die definitiven Körpersegmente gliedern.

Hiervon ist bei *Gryllus* nichts zu bemerken. Die Keimstreifen zeigen in dem in Rede stehenden Stadium allerdings einen welligen Kontour, der aber keineswegs als Ausdruck einer wirklichen Segmentirung anzusehen ist, sondern grösstenteils nur durch das Erheben der Embryonalhüllen veranlasst wird, welche, wie schon oben erwähnt, beinahe gleichzeitig im ganzen Umfange des Keimstreifens auftreten.

Das Mesoderm wird von diesem Vorgange jedenfalls nicht im mindesten beeinflusst. Seine Gliederung vollzieht sich vielmehr erst später gleichzeitig mit der definitiven Körpersegmentirung.

Es kommt somit bei *Gryllus*, also einer der Gattung *Oecanthus* sehr nahestehenden Form, sicher kein Zerfall in Macrosomiten vor.

Die wirkliche Segmentirung tritt auch bei *Gryllus* erst ein, wenn die Dorsalkrümmung von statten geht und spielt sich in derselben Weise wie bei anderen Orthopteren ab (vergl. Figg. XI und XII). Die Bildung der Extremitätenpaare bietet ebenfalls nichts Bemerkenswertes. Das am ersten Abdominalsegment befindliche Paar (Abx_1) entwickelt sich zu (den von Wheeler (90) als Pleuropodia bezeichneten) Organen, welche in ihrem Habitus mit den entsprechenden von *Oecanthus* übereinstimmen.

In ähnlicher Weise wie bei *Periplaneta* krümmt sich auch bei den Grillen der Keimstreifen mit seinem hinteren Ende um den hinteren Eipol. Der Abdominalteil gelangt damit in bekannter Weise an die Dorsalfläche. Wenn bei weiterem Wachstum auch der hintere Abschnitt des Thorax bis zum Eipol gelangt ist, schiebt sich Dotter zwischen Amnion und Serosa ein. Anfangs ist es nur wenig, bald folgt aber immer mehr und mehr Dotter nach, so dass der Keimstreifen dadurch ganz vom hinteren Pol abgedrängt wird (Fig. XI).

Er ist zu dieser Zeit hakenförmig gekrümmt und nur sein Vorder- und Hinterende befinden sich sodann an der Oberfläche. Die Krümmung macht hierauf noch weitere Fortschritte, bis auch der Kopf um den Eipol herumwandert und Dotter in der ganzen Ausdehnung des Körpers zwischen Amnion und Serosa eintritt. Der Embryo ist hiermit vollkommen vom Nahrungsdotter umgeben (Fig. XII). Er ist jetzt ganz gerade gestreckt. Sein Kopf ist zum Eipol gewendet.

Die gegebene Beschreibung weicht von den Angaben ab, welche WHEELER (93) für *Gryllus luctuosus* und *Oecanthus niveus* gemacht hat.

Nach letzteren zu urteilen, wird nämlich bei den genannten Formen im Gegensatz zu *Gryllus dom.* und *camp.* der Keimstreifen nicht in den Dotter versenkt, sondern bleibt während des Winters an der dorsalen Oberfläche des Eies liegen. Dieser Punkt dürfte vielleicht noch einer Nachprüfung zu unterziehen sein [1]). Wie dem aber auch sei, jedenfalls zeigt es sich, dass die Krümmungen des Keimstreifens von *Gryllus* im Prinzip ganz die gleichen sind, wie sie oben für *Periplaneta* und *Forficula* geschildert wurden.

Die Umrollung vollzieht sich bei *Gryllus* nach dem für *Oecanthus* bekannt gewordenen Typus. Die Serosa hat sich nach Ablauf derselben zusammengezogen und bekleidet die vor dem Kopfende des Embryo befindliche Dotterpartie (*ser*), in welche sie später einsinkt und resorbirt wird. Das Amnion übernimmt in üblicher Weise den vorläufigen Rückenabschluss.

Fig. X. Ei von *Gryllus* nach Anlage des Keimstreifens. *Dors* = Dorsalseite. *H* = Hinterende. *Kstr* = Keimstreifen. *V* = Vorderende. *Vent* = Ventralseite.

Fig. XI. Ei von *Gryllus* mit dorsal gekrümmtem Keimstreifen. Zwischen Amnion und Serosa ist am Hinterende Dotter eingetreten. *Dors* = Dorsalseite. *H* = Hinterende. *Kstr* = Keimstreifen. *ser* = der von der Serosa überkleidete Dotter. *V* = Vorderende. *Vent* = Ventralseite.

Fig. XII. Ei von *Gryllus*. Der Keimstreifen ist vollkommen von Dotter umgeben. Die Bezeichnungen sind dieselben.

Die Körperränder schliessen sich, von hinten beginnend, in der dorsalen Mittellinie. Es geht bei *Gryllus* dieser Prozess nur sehr langsam vor sich, so dass sich daher das Schicksal des Amnions hier sehr gut verfolgen lässt. Von den gegeneinander wachsenden ektodermalen Körperrändern wird letzteres allmählich auf einen kleinen medianen Raum eingeschränkt. Seine Zellen degeneriren, und das ganze Amnion stülpt sich, von hinten beginnend, in das Innere ein und wird vom Ektoderm überdeckt. Es bildet sich damit bei *Gryllus*, in ganz analoger Weise wie dies bisher von WHEELER (89) für *Doryphora* angegeben wurde, eine Art von röhrenförmigem Dorsalorgan, welches dem Amnion seine Entstehung verdankt. Die zerfallenden

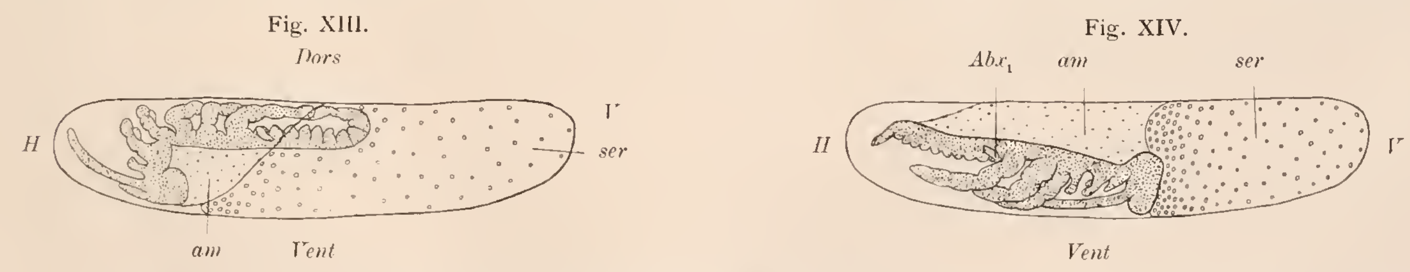


Fig. XIII. Ei von *Gryllus* während der Umrollung des Keimstreifens.

Fig. VIV. Ei von *Gryllus*. Der Keimstreifen wächst an der Ventralseite zum Vorderende empor. Abx_1 = erste Abdominalextremität. *am* = Amnion. *Dors* = Dorsalseite. *H* = Hinterende. *ser* = der von der Serosa überkleidete Dotter. *V* = Vorderende. *Vent* = Ventralseite.

1) Nach AYERS soll bei *Oecanthus niveus* ein Versenken in den Dotter hinein vor sich gehen. Sind die Beobachtungen zutreffend, so muss es fraglich erscheinen, ob beide Autoren wirklich die gleiche Species vor Augen gehabt haben.

Amnionzellen gelangen aber bei den Grillen zum weitaus grössten Teil, nicht wie bei *Doryphora*, in den Dotter, sondern in zwei in der Medianlinie sich vereinigende umfangreiche Blutlakunen, wo sie von zahlreich sich ansammelnden Blutzellen anscheinend aufgefressen werden.

Diese bei den Grillen sehr leicht zu beobachtende, übrigens auch bei *Forficula* von mir nachgewiesene, Auflösung des Amnions ist deswegen nicht ohne Interesse, weil die Meinungen über den Verbleib des Amnions noch immer geteilt sind. Namentlich Bruce (87), Graber (88b) und Nusbaum (90) haben die Ansicht vertreten, dass die Zellen des Amnions (von Graber Entoptygma genannt) in die Hypodermis des Rückens unmittelbar übergehen sollen. Ich muss betonen, dass eine derartige Verwendung der Amnionzellen bei den hier besprochenen Insekten vollständig ausgeschlossen ist.

Im weiteren Entwickelungsverlauf wächst der Grillenembryo, allmählich den Dotter in sich aufnehmend, noch bis zum vorderen Eipol hin (Fig. XIV). Er ist nunmehr vollkommen gerade gestreckt und verbleibt in dieser Stellung bis zum Ausschlüpfen.

e) *Gryllotalpa.*

Die Entwickelung der Körpergestalt ist für *Gryllotalpa* bereits von Korotneff (85) beschrieben worden, dessen Darstellung allerdings gerade in dieser Beziehung, wie besonders Wheeler (93) nicht mit Unrecht betont, in mancher Hinsicht noch lückenhaft ist. Hier soll indessen nur auf die unmittelbar zum Vergleich wichtigen Punkte kurz hingewiesen werden.

In ihrer äusseren Gestalt stimmen die Eier der Maulwurfsgrille nicht mit den langgestreckten, stäbchenförmigen Eiern der verwandten Gattung *Gryllus* überein, sondern erinnern vielmehr an die ovoiden Eier des

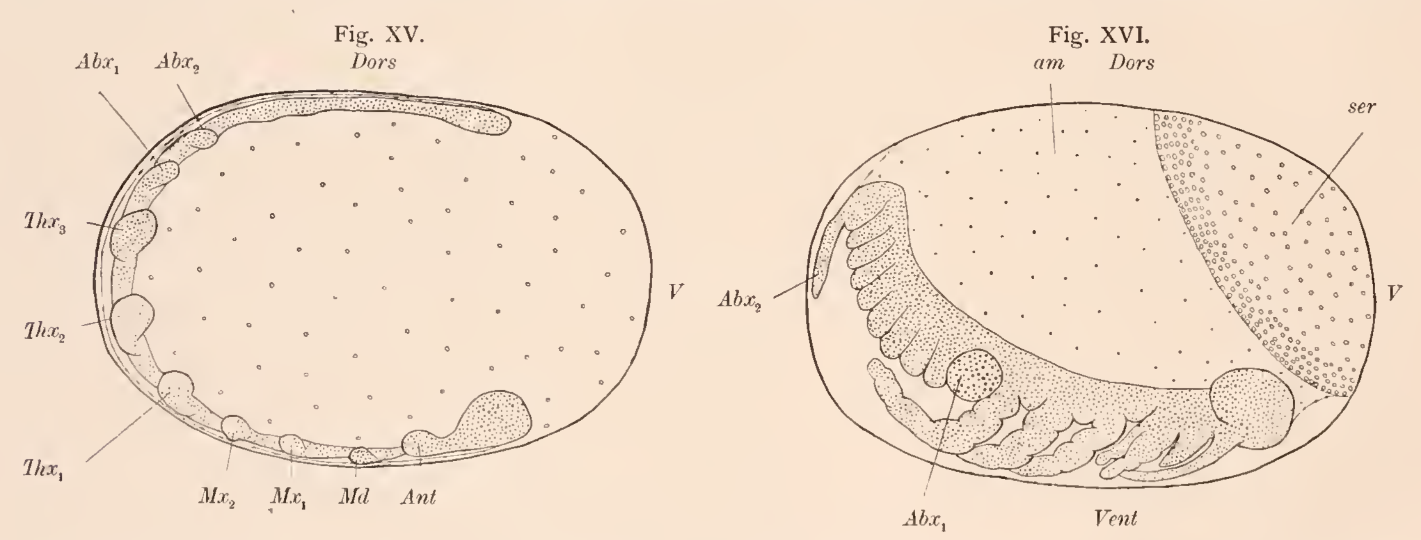


Fig. XV. Ei von *Gryllotalpa* mit dorsal gekrümmtem Keimstreifen. Abx_1, Abx_2 = erste, zweite Abdominalextremität. *Ant* = Antenne. *Dors* = Dorsalseite. *Md* = Mandibel. Mx_1, Mx_2 = erste, zweite Maxille. Thx_1, Thx_2, Thx_3 = erste, zweite, dritte Thoraxextremität. *V* = Vorderende.

Fig. XVI. Ei von *Gryllotalpa* während der Umrollung des Keimstreifens. Abx_1 = erste Abdominalextremität. Abx_{11} = Cerci. *am* = Amnion. *Dors* = Dorsalseite. *ser* = Serosa (Dorsalorgan). *V* = Vorderende. *Vent* = Ventralseite.

Ohrwurms. In ganz entsprechender Weise vollzieht sich nun auch bei *Gryllotalpa* die Entwickelung des Keimstreifens (speciell die Krümmungen desselben) nicht, wie man vielleicht erwarten könnte, nach dem Typus von *Gryllus*, sondern sie gleicht dem Entwickelungsgang von *Forficula*.

Der Keimstreifen ist wie bei der letzteren Form ein superficieller und senkt sich niemals in den Dotter ein. Er wird, wie wir gesehen, sogleich in einer dorsal gekrümmten Stellung angelegt (Fig. XV).

Gerade wie bei *Forficula* zieht sich sodann im weiteren Entwickelungsverlauf das Kopfende des Keimstreifens vom Vorderende des Eies zurück und kommt an den hinteren Eipol zu liegen, während umgekehrt das Hinterende den vorderen Eipol umgreift.

Die bei *Gryllus* und auch bei *Forficula* so stark ausgeprägte Caudalkrümmung ist bei *Gryllotalpa* nur sehr wenig deutlich. Sie tritt hauptsächlich nur durch die nach vorn gewendeten, am 11. Abdominalsegment befindlichen Cerci hervor (Fig. XVI).

In einem kleinen, hinter dem 11. Abdominalsegment befindlichen und von diesem durch eine intersegmentale Vertiefung abgegliederten Abschnitt stülpt sich die rundliche Anlage des Enddarmes ein. Fig. 67 zeigt dies interessante Verhalten, welches beweist, dass die Aftereinstülpung keineswegs dem 11. Abdominalsegment als zugehörig betrachtet werden darf.

Die normale Lage des Körpers an der Ventralseite des Eies wird später, nicht wie Korotneff (85) beschreibt, durch ein einfaches Zusammenziehen des Embryos erreicht, sondern durch einen echten Umrollungsprozess gerade wie bei *Forficula*, *Gryllus*, *Periplaneta* u. s. w. (Fig. XVI).

Gegen Ende der Embryonalentwickelung neigt sich dann der Kopf etwas gegen die Bauchfläche hin. Die bei *Forficula* so auffallende ventrale Krümmung des Körpers ist somit bei *Gryllotalpa* wenigstens auch andeutungsweise vorhanden.

Vor dem Ausschlüpfen entwickelt sich am Scheitel eine in der Medianlinie befindliche scharfe Chitinleiste. Vermutlich haben wir in letzterer, welche in ihrer Lage ganz dem Eizahn von *Forficula* entspricht, ebenfalls einen Apparat vor uns, der beim Zersprengen der sehr starken und festen Eischale wirksam ist.

II. Die Segmentirung des Insektenkörpers.

Schon bei Besprechung der Segmentirung von *Gryllus* habe ich darauf hingewiesen, dass Ayers (84) für *Oecanthus* eine primäre Gliederung des Körpers in wenige (4) Hauptabschnitte angegeben hatte, welche ihrerseits erst sekundär in die definitiven Körpersegmente zerfallen sollten.

Aehnliche Beobachtungen glaubte auch Graber (88 und 90) besonders an *Stenobothrus* gemacht zu haben und stellt, darauf fussend, die „primäre Segmentirung" des Keimstreifens als ein ursprüngliches und bei den Insekten ziemlich allgemein verbreitetes Verhalten dar. Hiermit würde freilich die Gliederung des Insektenkörpers sich alsdann in einer sehr wesentlichen Weise von der anderer Arthropodengruppen unterscheiden.

Eine primäre Segmentirung ist endlich noch von Nusbaum (89) für *Meloë* beschrieben worden.

Eine Bestätigung haben alle diese Angaben nicht gefunden, sie sind vielmehr vielfachen Bedenken begegnet, welche besonders von Seiten Heider's (89) in überzeugender Weise zum Ausdruck gebracht wurden. Auch ich habe bei den von mir untersuchten Insekten, speciell bei dem *Oecanthus* so nahe verwandten *Gryllus*, kein Anzeichen einer „primären Segmentirung" nachweisen können. Letztere dürfte wohl zweifelsohne bei der überwiegenden Mehrzahl der Insekten überhaupt nicht vorhanden sein.

Eine Ausnahme können hier möglicherweise gewisse entomophage Hymenopteren (*Platygaster*) machen, welche auch sonst in vieler Beziehung sehr abweichende Entwickelungsverhältnisse aufweisen. Bei diesen Formen hat Koulaguine (92) das anfängliche Auftreten von 2–4 Makrozoniten beschrieben.

Die Körpersegmentirung pflegt bei den Insekten sogleich die definitive zu sein und folgt insofern vollständig dem für die Arthropoden gültigen Schema, als sie in der Richtung von vorn nach hinten sich vollzieht[1]).

Gewisse Schwierigkeiten hat von jeher die genaue Feststellung der Zahl der Körpersegmente gemacht, wobei stets dann besonders die Anzahl der in den Kopf eingehenden Teilstücke in Frage kam.

In letzterer Hinsicht haben meine eigenen Untersuchungen eine Bestätigung der bereits von Viallanes (91) für *Mantis* und Wheeler (93) für *Xiphidium* vorliegenden Beobachtungen geliefert.

Wir können zunächst einen primären Kopfabschnitt unterscheiden. Im Bereiche desselben tritt die Mundöffnung auf. Das primäre Kopfsegment enthält, wie dies noch später zu beschreiben ist, zwar Mesoderm,

1) Das etwas verspätete Auftreten der Mandibeln resp. des Mandibularsegmentes bei manchen Insekten oder auch das der beiden Maxillenpaare (*Forficula*) wird nicht als eine Ausnahme von der allgemeinen Regel gelten können.

aber kein echtes Cölomsäckchenpaar, und es entbehrt dasselbe paariger, als Extremitäten aufzufassender Anhänge.

Als verschmolzenes Gliedmassenpaar des Kopfsegmentes ist von mancher Seite, insbesondere von CARRIÈRE (90), die Oberlippe gedeutet worden, für deren paarigen Ursprung mehrere Forscher eingetreten sind.

Die in allen Fällen konstatirte Entstehungsweise der Oberlippe zwischen den Hälften des Nervensystemes (Protencephalum), während sämmtliche echten Gliedmassenpaare zu den Seiten des Nervensystemes entspringen, dürfte aber meiner Meinung nach die obige Auffassung zur Genüge widerlegen.

Auf das primäre Kopfsegment folgt das Antennensegment mit den ihrer Anlage nach ganz mit echten Extremitäten übereinstimmenden und demgemäss auch so aufzufassenden Antennen.

Der hieran sich anschliessende Abschnitt enthält zwar ebenfalls kein Extremitätenpaar, aber aus der später zu schildernden Gliederung des Mesoderms und des Gehirns ergiebt sich, dass er gleichwohl einem echten Segmente entspricht. Letzteres wurde bisher als „Vorkiefersegment“ (Intercalarsegment) beschrieben. Von Interesse ist, dass WHEELER (93) bei einer Poduride ein embryonales, rudimentäres Extremitätenpaar an diesem Segmente auffinden konnte.

Hiernach folgen die 3 noch in den Kopf später eingezogenen Kiefersegmente (Mandibular-, 1. und 2. Maxillarsegment).

Ueber die Deutung der 3 Thoracalsegmente kann ein Zweifel natürlich nicht obwalten, und auch für das Abdomen ist die Zahl von 11 Segmenten bisher stets als typisch betrachtet worden.

In letzterer Beziehung weichen indessen meine Untersuchungen von denen früherer Beobachter ab. Auf das 11. Abdominalsegment, welches als Extremitätenpaar die Cerci trägt, und auch (*Phyllodromia*) mit einem echten Cölomsäckchenpaar versehen sein kann, folgt nach meiner Auffassung noch ein zwölfter Endabschnitt. Derselbe ist durch den Besitz der Afteröffnung ausgezeichnet, enthält zwar Mesoderm, aber keine Ursegmente und entbehrt der Extremitäten. Er würde etwa dem Telson der Crustaceen entsprechen und als Analsegment bezeichnet werden können.

Dass die Aftereinstülpung, nicht wie bisher allgemein angenommen, im Bereiche des 11. Abdominalsegmentes auftritt, sondern thatsächlich erst hinter diesem zum Vorschein kommt, habe ich wie bei *Forficula*, so auch bei Blattiden beobachtet. Besonders entscheidend für die hier vorgetragene Auffassung ist aber das Verhalten von *Gryllotalpa* geworden. Bei letzterer Form gliedert sich der Analabschnitt in unverkennbarer Weise von dem die Cerci tragenden 11. Abdominalsegment ab.

Der gesammte Insektenkörper setzt sich demgemäss nach meinen Untersuchungen ursprünglich aus folgenden Abschnitten zusammen, welche noch jetzt bei den Orthopteren nachzuweisen sind:

		Segmente	Extremitäten	Cölomsäckchen des Embryo
Kopf	1	primäres Kopfsegment	fehlen	fehlen
	2	Antennensegment	Antennen	vorhanden
	3	Vorkiefersegment	fehlen den pterygoten Insekten	rudimentär
	4	Mandibularsegment	Mandibeln	vorhanden
	5	1. Maxillarsegment	1. Maxillen	„
	6	2. „	2. Maxillen (Unterlippe)	„
Thorax	1	1. Thoracalsegment	1. Beinpaar	„
	2	2. „	2. „	„
	3	3. „	3. „	„
Abdomen	1	1. Abdominalsegment	vorhanden beim Embryo („pleuropodia“)	„
	2	2. „	vorhanden beim Embryo	„
	3	3. „	„ „ „	„
	4	4. „	„ „ „	„
	5	5. „	„ „ „	„
	6	6. „	„ „ „	„
	7	7. „	„ „ „	„
	8	8. „	„ „ „	„
	9	9. „	„ „ „ bisweilen erhalten als Styli	„
	10	10. „	„ „ „	„
	11	11. „	Cerci	meist rudimentär
	12	Analsegment	fehlen	fehlen
in Summa	21	Segmente		

III. Ueber die Krümmung der Insektenkeimstreifen.

Die Krümmungen des Keimstreifens, welche hier für Vertreter von Forficuliden, Blattiden nnd Grylliden beschrieben worden sind, kommen zahlreichen Insektenembryonen zu und vollziehen sich zumeist in ähnlicher Weise.

Der Insektenkeimstreif legt sich stets an der Ventralseite des Eies an, sein Kopf ist dem vorderen, sein Hinterende dem hinteren Eipol zugewendet. Sehr häufig gelangt er nun bei seinem weiteren Wachstum an die dorsale Seite und beschreibt damit einen Bogen, den ich als dorsale Krümmung bezeichnet habe. Durch die Umrollung, welche zumeist mit dem Sprengen der Embryonalhüllen verbunden ist, pflegt der Keimstreif sodann in seine ursprüngliche Lage wieder zurückzukehren und nimmt an der Ventralseite des Eies eine gerade und gestreckte Gestalt an.

Eine übersichtliche Zusammenstellung der bisher bekannt gewordenen verschiedenen Krümmungsvorgänge bei den einzelnen Insektengruppen ist in neuerer Zeit von Wheeler (93) gegeben worden. Ich kann daher von einer Aufzählung der mannigfaltigen Modificationen Abstand nehmen.

Wheeler hat für die Krümmungen den Namen Blastokinese eingeführt. Er bezeichnet die Bewegung, durch welche der Keimstreif seine gekrümmte Stellung einnimmt, als Anatrepsis, die Umrollung, durch die er seine normale anfängliche Lage wiedergewinnt, als Katatrepsis, während das dazwischen sich einschiebende Ruhestadium (Stadium der dorsalen Krümmung) von ihm als Diapause bezeichnet wird. Ich halte diese Ausdrücke nicht für empfehlenswert, weil sie zur Vorstellung führen, dass Ana- und Katatrepsis einander entsprechende Vorgänge sind. Dies ist durchaus nicht der Fall. Die erstere ist hauptsächlich nur eine Wachstumserscheinung mit nachfolgender schwacher Verkürzung der Längsachse, während die Katatrepsis auf einer thatsächlichen und zwar ziemlich raschen Rotation beruht.

Es ist leicht erklärlich, dass die auffallenden Krümmungen der Insektenembryonen schon zu einer ganzen Anzahl von Erklärungen und Theorien Veranlassung gegeben haben.

Wheeler (93) ist geneigt, die Krümmungen auf gewisse physiologische Gründe zurückzuführen. Die Vorfahren der pterygoten Insekten besassen nach ihm bereits Eier mit vielem Nahrungsdotter und festen Eischalen. Beides musste ein Hindernis für den Gasaustausch des Embryo bilden und hatte dann auch zur Folge, dass sich Ausscheidungsprodukte des letzteren in unmittelbarer Nachbarschaft des Körpers im Dotter anhäuften. Um denselben zu entgehen, begannen daher im Laufe der Zeit die Embryonen sich einzukrümmen und zu neuen, noch frischen Dotterpartien sich hinzubewegen. Wenn später auch diese mit Excretstoffen angefüllt waren, kehrte der Embryo in seine frühere Lage zurück.

Man wird sicher zugeben können, dass durch die verschiedenen Krümmungen ein wesentlicher Vorteil für die Assimilations- und Respirationsvorgänge gegeben sein wird, und zwar wird dies besonders dann der Fall sein, wenn der ganze Embryo wie bei den Grillen vollständig in den Dotter einsinkt.

Allein die Regelmässigkeit, mit welcher die Krümmungen bei ganz verschiedenen Insekten sich wiederholen, dürfte kaum damit zu erklären sein. Man sieht nicht ein, weswegen die Keimstreifen immer mit dem Hinterende voran sich zur Dorsalseite schieben, anstatt beliebig im Dotter sich herum zu bewegen, wobei denn letzterer doch noch weit besser ausgenützt werden könnte. Ebensowenig würde die stets genau auf die gleiche Weise sich vollziehende Umrollung eine genügende Erklärung gefunden haben.

In der Regel sind die Ansichten über die Krümmungen der Insektenkeimstreifen aufs innigste mit den Anschauungen über die Bildung der Embryonalhüllen verquickt worden, zumal beide Prozesse ja auch zum Teil zeitlich zusammentreffen. Besonders eine Theorie, die in dieser Hinsicht aufgestellt wurde, ist es, welche zur Zeit eine dominirende Stellung einnimmt, und muss daher hier besondere Berücksichtigung finden.

Nach früheren, aber nicht recht haltbaren Erklärungsversuchen von v. Kennel (85) und Nusbaum (87), die Embryonalhüllen der Insekten auf die Annelidentrochophora, oder das Dorsalorgan der Crustaceen zurückzuführen, hat zum ersten Male Will (88) darauf aufmerksam gemacht, dass die Einkrümmung des Keimstreifens von Libellen eine ausserordentliche Aehnlichkeit mit den Krümmungen besitzt, welche die

Embryonalanlage vieler Myriopoden aufweist. Nach den Mitteilungen, welche wir METSCHNIKOFF (74, 75) verdanken, tritt nämlich in vielen Fällen in der Mitte des Myriopodenkeimstreifens eine Einsenkung auf, die sich vertieft und schliesslich dahin führt, dass (bei Diplopoden) der ganze Keimstreifen ventralwärts eingekrümmt in den Dotter versinkt. Der Körper liegt dann etwa taschenmesserförmig zusammengeklappt inmitten des Eies, und zwar derart, dass Bauchfläche gegen Bauchfläche gewendet ist.

Nach WILL vollzieht sich nun bei den Libellen ein ganz ähnlicher Vorgang. Auch bei diesen senkt sich, wenn wir uns hier an die bis jetzt allein vorliegenden Beobachtungen von BRANDT (69) halten, die Embryonalanlage in den Dotter ein. Während aber bei den Myriopoden der ganze eingestülpte Teil zum Keimstreifen wird, so entwickelt sich bei den Libellen der letztere nur aus dem vorderen Teil der Einstülpung. Die ganze hintere Wand derselben wird dagegen zur Amnionfalte.

Immerhin könnte es vielleicht nahe liegen, beide Vorgänge aufeinander zu beziehen und sogar thatsächlich, wie es vielfach geschehen, homologe Verhältnisse in den beiden Fällen anzunehmen.

Bei einer solchen Annahme würde nicht nur die merkwürdige Einkrümmung des Libellenkeimstreifens erklärt und auf die der Myriopoden zurückgeführt sein, sondern es erscheint ferner noch die weit wichtigere Frage nach dem phylogenetischen Ursprung der Keimhüllen bei den Insekten eine befriedigende Lösung gefunden zu haben. WILL schliesst in diesem Sinne folgendermassen: „Die Embryonalhüllen der Insekten waren demnach bereits bei den Tausendfüsslern in der Anlage vorhanden. Wie die Serosa aus der Metamorphose eines grossen Teiles des Blastoderms entsteht, so entsteht das Amnion aus einer Umwandelung von Teilen des Keimstreifens."

Die hintere Amnionfalte entsteht also gerade wie der hintere Abschnitt des Myriopodenkörpers aus einem bestimmten Teile einer Einstülpung. Das Insektenamnion würde daher dem Hinterteil der Myriopoden entsprechen, und es ist dadurch WILL zufolge vielleicht auch noch eine weitere Erklärung für den Umstand gefunden, dass die Segmentzahl der Hexapoden im Vergleich zu den Myriopoden eine geringere ist.

Bekanntlich giebt es nun aber bei den Insekten auch noch vordere Amnionfalten. Diese lassen sich nicht gut mit bestimmten Teilen des Myriopodenkörpers homologisiren und wurden deshalb ohne Bedenken als „sekundäre Neubildung" aufgefasst.

Noch in einem weiteren Punkte machten sich gewisse Schwierigkeiten geltend. Sobald man nämlich die hintere Amnionfalte für das Homologon des hinteren Abschnittes eines Myriopodenkeimstreifens ansieht, so ergiebt sich notwendig die Folgerung, dass nunmehr das Hinterende des Insektenkeimstreifens ungefähr der Mitte des Myriopodenkörpers entspricht, und dass somit die After und Enddarm enthaltenden Hinterenden von Insekten und Myriopoden ganz verschiedenartige Bildungen sind. Dies würde selbstverständlich gar nicht mit der angenommenen Abstammung der Insekten von Myriopoden, welche gerade bewiesen werden sollte, in Einklang stehen.

Man hat daher an die WILL'sche Hypothese die weitere Hypothese angeschlossen, dass die hintere Amnionfalte lediglich aus einem bei der Einstülpung „mit hineingezogenen Teile des Blastoderms" hervorgegangen sei.

Hierbei wurde anscheinend der Schwerpunkt der erstgenannten Theorie nicht beeinflusst. Es wurde einmal der invaginirte, d. h. in den Dotter eingekrümmte Insektenkeimstreif zurückgeführt auf den ventralwärts eingekrümmten und gleichfalls in den Dotter versenkten Myriopodenkeimstreif, und es wurde gleichzeitig eine recht bequeme Erklärung für die Herkunft der Embryonalhüllen bei den Insekten gefunden.

In denjenigen Fällen, in welchen der Insektenkeimstreif in den Dotter eingesenkt wird, würden wir demnach das ursprünglichere, direkt an die Myriopoden erinnernde, Verhältnis zu erblicken haben, während die an der Oberfläche verbleibenden superficiellen Keimstreifen ein abgeleitetes, sekundäres Verhalten repräsentiren.

Diese Anschauung wird gegenwärtig in der That von den hervorragendsten Forschern auf dem Gebiete der Insektenembryologie vertreten, von HEIDER (89), WHEELER (89) u. a. Es darf dieselbe überhaupt jetzt als die allgemein gültige und herrschende angesehen werden, wie sie denn selbst bereits Eingang in Lehrbücher gefunden hat.

Indessen vermag ich mich hier ebensowenig der älteren von Will begründeten, wie der jetzigen Theorie anzuschliessen. Besonders durch die letztere scheint mir gerade der angebahnte Vergleich mit den Myriopoden jeden Halt verloren zu haben.

Betrachten wir das Amnion als hineingezogenen Teil des Blastoderms, so ist beispielsweise der Libellenkeimstreif nicht etwa in der Mitte taschenmesserförmig eingeklappt, sondern gerade, wie so zahlreiche andere Insektenkeimstreifen einfach dorsalwärts gekrümmt (vergl. Fig. XVI a). Er besitzt dann aber nicht die mindeste Aehnlichkeit mehr mit einem Myriopodenkeimstreifen, der zwar auch in den Dotter eingesenkt ist, aber im Gegensatze dazu eine ventrale Knickung in der Körpermitte aufweist, so dass die Bauchflächen einander zugekehrt sind. In morphologischer Hinsicht sind die Krümmungen von Libellen- und Myriopodenkeimstreifen demnach sehr abweichende. Aehnliche Bedenken deutet auch schon Graber an.

Ebensowenig ist in physiologischer Beziehung die Einkrümmung des Libellen- und Myriopodenkeimstreifens zu vergleichen. Die ventrale Krümmung wird nämlich bei den letzteren stets bis zur vollständigen Ausbildung des Körpers beibehalten. Sie erfüllt im wesentlichen den Zweck, die Ausbildung der Rückenpartien zu ermöglichen, wozu bei derLänge des Körpers eine Einkrümmung durchaus notwendig ist.

Bei den Libellen dagegen verharrt der in den Dotter versenkte Keimstreifen daselbst nur während einer vorübergehenden Entwickelungsperiode. Der Rückenabschluss wird später auf eine ganz andere Weise ermöglicht, und zwar erst dann, wenn der Keimstreifen wieder ein superficieller geworden.

Fig. XVI a.

Fig. XVI a. In den Dotter eingestülpter Keimstreifen einer Libelle (*Calopteryx*) nach Brandt. *am* = Amnion. *Dors* = Dorsalseite. *H* = Hinterende. *Kstr* = Keimstreifen. *Sch* = Scheitellappen. *ser* = Serosa. *V* = Vorderende. *Vent* = Ventralseite.

Die Annahme, dass das Amnion aus einem eingezogenen Blastodermteil entstanden sein soll, findet in der von Brandt (69) von der Libellenentwickelung gegebenen Beschreibung keine Stütze. Brandt hebt ausdrücklich hervor, dass das Amnion aus der einen Wand des von Anfang an zweischichtigen Keimhügels hervorgehe. Ferner berufe ich mich auf die treffenden Bemerkungen von Will [1]).

Sehen wir endlich einmal von dem bisher immer allein als Vergleichsobjekte benutzten Libellen [2]) ganz ab, so spricht recht überzeugend gegen die in Rede stehende Theorie die Bildung der Embryonalhüllen bei den Grillen. Wie oben beschrieben, treten die Hüllen bei diesen Insekten schon auf, wenn der Keimstreifen noch oberflächlich gelagert ist. Erst hierauf senkt er sich in den Dotter ein und stimmt dann in Gestalt und Lage aufs genaueste mit einem Libellenkeimstreifen überein. Es zeigt dies einmal recht deutlich, dass die Bildung der Embryonalhüllen unabhängig erfolgt und überhaupt gar nichts mit dem ganzen Einstülpungsprozess zu thun hat.

Im Gegensatz zu den jetzigen Anschauungen fasse ich den superficiellen Insektenkeimstreifen als den ursprünglicheren und einfacheren auf, von dem der invaginirte erst sekundär herzuleiten ist.

---

1) Nach Will (88) ist „von einem Mithineinziehen eines Teiles des Blastoderms (Serosa) nirgends die Rede“.

Es hebt ferner Will mit Recht hervor: „Wenn das Amnion nur ein mithineingezogener Teil des Blastoderms wäre, so müsste es von Haus aus ungefähr die Dicke des letzteren haben; demgegenüber aber sehen wir überall, dass in den ersten Stadien der Invagination das Amnion auffallend stärker als das benachbarte Blastoderm ist und in dieser Beziehung vielmehr dem Keimstreifen gleicht.“

2) Es muss wohl auch recht befremdlich erscheinen, dass gerade die Libellen das ursprünglichste Verhalten repräsentiren und hinsichtlich ihrer Entwickelung eine unmittelbare Uebergangsstufe zu den Myriopoden bilden sollen. Das paläontologisch nachgewiesene hohe Alter der Libellen kann als Beweis einer nahen Verwandtschaft zu den Myriopoden nicht geltend gemacht werden, wenn wir demgegenüber die sehr hohe Differenzirung dieser Insekten und ihre eigenartige Anpassung an das Luft- und Wasserleben in Betracht ziehen.

Die nächsten Verwandten der Myriopoden werden wir unter den jetzt lebenden Insekten wohl schwerlich bei den Odonaten suchen dürfen, sondern vermutlich unter den in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht leider noch fast gar nicht studirten Thysanuren.

Die ursprüngliche Form des Insekteneies wird sicherlich, wie wohl bei allen Tieren überhaupt, eine kugelige gewesen sein. Legt sich an der Ventralseite eines derartig gestalteten Eies ein Keimstreifen an, so wird derselbe bei weiterem Wachstum notwendigerweise eine dorsale Krümmung zeigen müssen.

Eine dorsale Krümmung des Keimstreifens ist daher nicht allein bei kugeligen Eiern von Insekten zu beobachten, sondern wiederholt sich bei den meist entsprechend geformten Eiern der Spinnen und Chilopoden in ganz derselben Weise. Ich mache hier auf die Aehnlichkeit aufmerksam, welche zwischen einem Keimstreif von *Forficula* und dem eines *Geophilus*-Embryos besteht (Fig. XVII und XVIII). Es ist ferner daran zu erinnern, dass die Entwickelung des Keimstreifens von *Gryllotalpa* nicht etwa dem von *Gryllus* gleicht, sondern sich an die der weit entfernter stehenden *Forficula* anschliesst. Die Erklärung dieser auf-

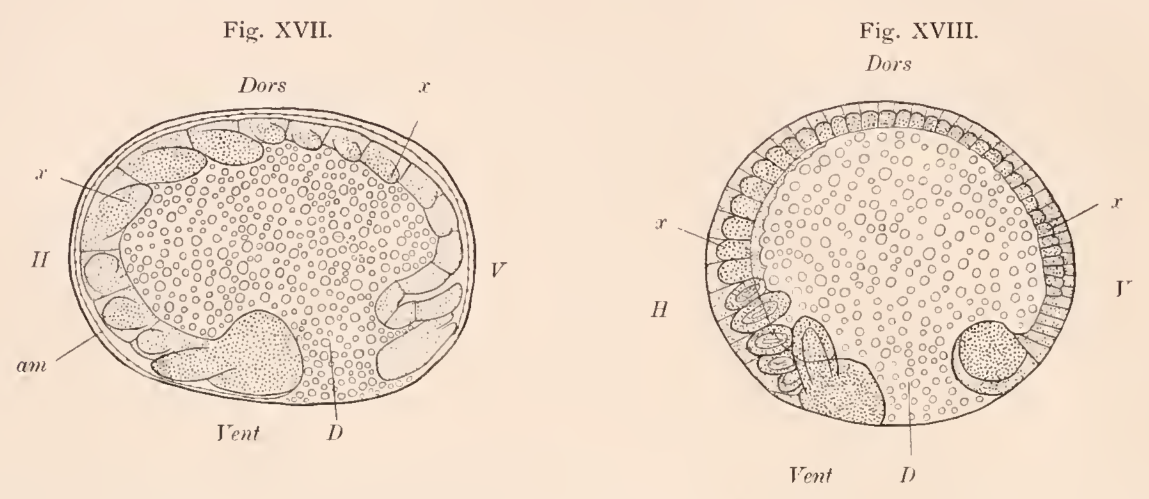


Fig. XVII. Ei von *Forficula* mit dorsal gekrümmtem Keimstreifen. *am* = Amnion. *D* = Dotter. *Dors* = Dorsalseite. *H* = Hinterende. *V* = Vorderende. *Vent* = Ventralseite. *x* = Extremitäten.

Fig. XVIII. Ei von *Geophilus* mit dorsal gekrümmtem Keimstreifen [nach einer Abbildung von METSCHNIKOFF]. Die Bezeichnungen sind dieselben wie in der vorigen Figur.

fälligen Erscheinung ist darin gegeben, dass *Forficula*- und *Gryllotalpa*-Eier dieselbe ovoide Gestalt besitzen.

Die genannten Beispiele zeigen, dass eine Aehnlichkeit in der Ausbildung des Keimstreifens rein durch mechanische Gründe hervorgerufen sein kann, ohne dass man für ihre Erklärung zu phylogenetischen Speculationen seine Zuflucht zu nehmen braucht.

In den meisten Fällen pflegen nun die Insekteneier nicht kugelig, sondern cylindrisch oder gar bilateral-symmetrisch zu sein. Bei solchen Formen legt sich der Keimstreif häufig am hintersten Ende des Eies an, welches durch massenweises Aufspeichern von Dottersubstanz besonders in den vorderen Teilen seine Grösse und Gestalt erlangt zu haben scheint.

Das Auswachsen des Körpers von vorn nach hinten führt bei derartigen am hinteren Eipol befindlichen Keimstreifen ganz naturgemäss zu einer Krümmung des Körpers um den Eipol herum. Der Keimstreif gelangt damit auch an die Dorsalfläche und erscheint „dorsalwärts gekrümmt". Als eines von den zahlreichen Beispielen führe ich nur *Periplaneta* an (Fig. VI und VII).

Von hohem Interesse ist es nun, dass bei diesem Insekte das Hinterende des Keimstreifens sich ausnahmsweise in den Dotter einbohren kann, was dann sogar ein mehr oder minder vollständiges Versinken des Embryos in letzteren zur Folge hat [1]).

Es ist leicht zu verstehen, dass ein solches Verhalten von wesentlichem Vorteil für die Ernährung des ganzen Körpers sein wird. Dies ist denn wohl der Grund, weswegen der genannte Vorgang bei manchen Insekten nicht mehr zufällig eintritt, sondern ganz zur Regel geworden ist. Als Beispiel können

1) Eine anormaler Weise eintretende Versenkung des Keimstreifens in den Dotter ist auch bei anderen Insekten bekannt geworden und wurde z. B. gelegentlich von HEIDER (89) bei *Hydrophilus* beobachtet.

wieder die Grillen dienen, deren Keimstreifen mittelst der dorsalen Krümmung vollkommen in den Dotter einsinken.

Eine nur geringfügige Modifikation lässt *Xiphidium* nach der Beschreibung von WHEELER (93) erkennen. Bei den langgestreckten Eiern dieses Locustiden wächst der Keimstreifen nicht mehr um den Eipol herum, sondern krümmt sich sogleich nach seiner Anlage in den Dotter ein.

Noch einen Schritt weiter kommen wir endlich zu den vielgenannten Libellen, bei welchen der Keimstreifen schon während seiner Anlage mittelst einer entsprechenden dorsalen Krümmung in den Dotter gelangt.

Wir werden hierin ein mehr modificirtes Verhalten zu erblicken haben. Nicht uninteressant ist es, dass eine ganz ähnliche Parallele in dieser Beziehung auch bei den Myriopoden, und zwar zwischen Diplopoden und Chilopoden existirt. Die frühzeitige Einknickung des Keimstreifens bei den ersteren ist in dem Lehrbuch v. KORSCHELT und HEIDER (2. Heft p. 735) wohl mit vollem Recht ebenfalls als das abgeleitetere Verhalten gedeutet worden.

Bei allen dorsal gekrümmten Keimstreifen der Arthropoden (Spinnen, Myriopoden, Insekten) hat später eine Rückkrümmung einzutreten, denn der Embryo muss, um seine endgültige Gestalt anzunehmen, auch die dorsalen Körperpartien zur Ausbildung bringen. Diese sind aber in dem genannten Stadium konkav und nach dem Centrum des Eies gewendet.

Die Rückkrümmung vollzieht sich bei den Insekten in Gestalt der bekannten Umrollung, mit welcher in der Regel gleichzeitig auch die Sprengung der Embryonalhüllen verbunden ist.

Sind die Eier der erwähnten Arthropoden klein und kugelig, hatte der Keimstreifen aber schon frühzeitig eine beträchtliche Länge erreicht, so ergiebt sich als notwendige Konsequenz eine nunmehr eintretende Krümmung nach der entgegengesetzten Richtung, d. h. eine ventrale oder Bauchkrümmung.

Die letztere zeigt sich bei den Embryonen der Spinnen und Myriopoden stets sehr deutlich ausgeprägt. In diesem Stadium kann die ganze nunmehr konvex gewordene und nach aussen gerichtete Dorsalseite des Embryo bequem ausgebildet werden, und es bleibt demgemäss die Bauchkrümmung denn auch bis zum Ausschlüpfen erhalten.

Fig. XIX.

Fig. XIX. Embryo von *Polydesmus*, ventral gekrümmt [nach einer Abbildung von METSCHNIKOFF]. *Ant* = Antenne. *Dors* = Dorsalseite. *H* = Hinterende. *V* = Vorderende. *Vent* = Ventralseite. *x* = drittes Beinpaar.

Bei den grossen und meist langgestreckten Eiern der Insekten ist dagegen eine Bauchkrümmung zumeist überflüssig geworden. Sie fehlt daher in der Regel ganz, oder ist nur schwach angedeutet[1]). Am besten tritt sie noch bei *Forficula* auf.

Ein ventral gekrümmter Embryo von *Forficula* ist in Fig. 45 abgebildet. Vergleichen wir diese mit der obenstehenden Abbildung eines Embryo von *Polydesmus*, so wird sich die Aehnlichkeit in den beiden Fällen nicht verkennen lassen.

Die ventrale Krümmung von *Forficula* ist es nun, welche meiner Ansicht nach allein der Bauchkrümmung der Myriopoden entspricht. Es können aber in keiner Weise die ventralwärts gekrümmten Myriopodenembryonen mit den invaginirten (besser gesagt dorsal gekrümmten) Insektenkeimstreifen verglichen werden.

Meine Auffassung möchte ich daher folgendermassen zum Ausdruck bringen:

1) Die dorsale Krümmung der Insektenkeimstreifen tritt in Folge eines Längenwachstums der letzteren ein und wird ursprünglich durch die kugelige Gestalt des

1) Von der eigentlichen Bauchkrümmung, welche den ganzen Körper betrifft, ist nicht immer genügend scharf unterschieden worden die Umbiegung des hintersten Körperendes zur Ventralseite, welche zahlreichen Insektenembryonen in einem gewissen Stadium zukommt. Diese Umbiegung, von mir als Caudalkrümmung unterschieden, steht in Korrelation zu dem sich entwickelnden Enddarm, welcher stets bis zur Knickungsstelle reicht. Bei der Umrollung strecken sich die eingebogenen hinteren Segmente meist wieder aus.

Eies bedingt, gerade wie die dorsale Krümmung des Keimstreifens von Chilopoden. Nur mit der letzteren ist daher ein Vergleich zulässig.

2) Der Umrollungsprozess der Insekten findet bei den Myriopoden in dem Uebergang von der dorsalen zur ventralen Krümmung ein Analogon.

3) Die ventrale Krümmung der Myriopoden ist bei den Insekten nur in wenigen Fällen anzutreffen und erscheint dann in ganz ähnlicher Weise durch eine in der Körpermitte befindliche Knickung repräsentirt.

4) Die Bildung der Embryonalhüllen ist bei den Insekten nicht durch die verschiedenen Krümmungen veranlasst worden. Man wird daher auch nicht mehr wie bisher die Ansicht zu teilen brauchen, dass die hintere Amnionfalte der Insekten etwas prinzipiell Verschiedenes von der vorderen sei.

5) Die Embryonalhüllen sind als eine Neuerwerbung der (pterygoten) Insekten zu betrachten, deren Nutzen in physiologischer Hinsicht sehr wohl einleuchtend ist, für deren phylogenetische Herleitung wir indessen zur Zeit keine Anhaltspunkte besitzen.

Kapitel III.

Die Entwickelung der ektodermalen Organsysteme.

I. Das Nervensystem.

A. Die Entwickelung des Bauchmarkes.

1. Eigene Beobachtungen.

a) Forficula.

Als die zum Mesoderm werdende Mittelplatte des Keimstreifens, wie bereits oben geschildert wurde, in die Tiefe versank, rückten die beiden Seitenplatten gegeneinander hin, um in der Medianlinie zu verschmelzen. Sie bilden jetzt das Ektoderm, welches eine einfache, die Oberfläche bedeckende kontinuirliche Schicht darstellt (Fig. 31). Während die Zellen derselben in der Medianlinie klein bleiben, vergrössern sie sich zu den Seiten der letzteren. In den lateralen Teilen wird dann auch zuerst das Ektodermepithel mehrschichtig. Als eine Folge der hier stattfindenden lebhafteren Zellvermehrung werden zwei nach aussen, d. h. nach der Amnionhöhle gerichtete wulstförmige Verdickungen hervorgerufen, welche eine mediane, in der Entwickelung zurückgebliebene und somit vertiefte Ektodermpartie zwischen sich fassen (Fig. 27 *Neur*). Die letztere, welche rinnenförmig zwischen den Verdickungen eingesenkt erscheint, ist die sogen. Neuralrinne, während die Verdickungen selbst, an denen sich bald segmentale Anschwellungen bemerkbar machen, als Primitivwülste des Bauchmarkes bezeichnet werden.

Die Neuralrinne entwickelt sich in der Richtung von vorn nach hinten und erstreckt sich über die ganze Länge des Keimstreifens. Am Vorderende reicht sie nach und nach flacher werdend, bis zur Mundeinstülpung, woselbst die sie einfassenden Primitivwülste ohne Unterbrechung in die Gehirnanlage übergehen. Am Hinterende lässt sich die Neuralrinne bis in die Gegend der Afteröffnung verfolgen. Im 11. Abdominalsegment war sie jedoch bei *Forficula* als selbständige, zwischen seitlichen Erhebungen befindliche Rinne nicht mehr deutlich nachweisbar.

In den Primitivwülsten geht zuerst die Bildung der nervösen Elemente vor sich. Einzelne Zellen, Angehörige der tieferen Ektodermschicht, fallen durch ihre grossen Kerne auf, welche sich auch schwächer als die der Mehrzahl der übrigen Ektodermzellen färben. Die betreffenden Zellen entsprechen ganz den von Wheeler (91) bei *Xiphidium* als Neuroblasten beschriebenen Gebilden und mögen daher hier gleichfalls als solche bezeichnet werden.

Neuroblasten sind anfangs nicht selten noch in der oberflächlichen Ektodermschicht wahrzunehmen (Fig. 26, 27, Fig. 22—24), sinken alsdann aber in die Tiefe, so dass später die Oberfläche des Ektoderms immer nur von den intensiv sich färbenden kleineren Ektodermzellen gebildet wird (Fig. 29, 30 u. a.). Aus den letzteren geht die Hypodermis mit ihren Derivaten hervor, während die Neuroblasten mit den von ihnen abstammenden Zellen zu den Seitensträngen des Bauchmarkes werden. Es hat sich somit jetzt in den Primitivwülsten eine Sonderung in eine dermatogene und in eine neurogene Schicht vollzogen.

Die Thätigkeit der Neuroblasten wird von nun an eine rege. Durch wiederholte Teilungen schnüren sich von ihnen kleinere Zellen ab, welche nach dem Innern, d. h. nach der Dorsalseite, hin abgegeben werden (vergl. Fig. 27—31).

Diese Zellen, durch ihre kleinen dunklen Kerne leicht kenntlich, werden zu den Ganglienzellen des Bauchmarkes (*glz*), während die Neuroblasten nach erfolgter Abtrennung rasch wieder ihre frühere normale Grösse annehmen, worauf es dann zu einer abermaligen Teilung kommt.

Der ganze Prozess der Ganglienzellenbildung ist bereits von Wheeler (91 und 93) für *Xiphidium* genauer beschrieben worden. Es findet sich nur der Unterschied, dass bei *Forficula* nicht wie bei letzterer Form jeder Neuroblast nur eine einzige Reihe von Ganglienzellen produzirt, sondern dass gleich von Anfang an mehrere Reihen gebildet werden, welche von dem betreffenden Neuroblasten fächerförmig ausstrahlen. Dies muss natürlich auch auf die Teilungsrichtung der Neuroblasten von Einfluss sein, deren Kernspindeln nicht wie bei *Xiphidium* immer genau senkrecht zur ventralen Oberfläche orientirt sind.

Eine weitere Abweichung ergiebt sich hinsichtlich der Verteilung der Neuroblasten. Es konnte Wheeler jederseits 4 Längsreihen dieser Zellen unterscheiden, die kontinuirlich von vorn nach hinten liefen. Bei *Forficula* treten die Neuroblasten zunächst in durchaus unregelmässigen Gruppen auf, und späterhin ist ihre Verteilung lediglich von dem Bestreben abhängig, möglichst die ganze Oberfläche des sich entwickelnden Ganglions zu überdecken. Dabei sind sie in der Mitte des Ganglions, der grössten Wölbung desselben entsprechend, am zahlreichsten. Bei Querschnitten (Fig. 12 und Fig. 30) werden an dieser Stelle meist nicht 4, sondern in der Regel 5 Neuroblasten jederseits getroffen (übrigens eine auch von Wheeler beobachtete Zahl). An den Enden des Ganglions findet man dagegen weit weniger, oft nur 1—3 (Fig. 11).

Die Neuroblasten sind fast immer dicht aneinander gedrängt, und es werden dadurch natürlich, besonders in der Nähe der Mittellinie, scheinbare Längsreihen von ihnen gebildet. Jedoch darf man wohl kaum dieser Erscheinung irgend eine wesentliche Bedeutung beimessen.

Was den schliesslichen Verbleib der Neuroblasten anbelangt, so ist zu bemerken, dass sie bis zur Zeit der Umwachsung des Dotters von Seiten des Keimstreifens nachweisbar sind. Die Ganglienzellen, welche sich dann noch von ihnen abschnüren, werden zumeist in lateraler Richtung abgegeben, ein Umstand, der vielleicht durch das starke Breitenwachstum bedingt ist, welches gerade in diesem Stadium die Ganglien resp. die Keimstreifen selbst zeigen.

Die Neuroblasten scheinen sodann zu zerfallen und zu Grunde zu gehen (Fig. 32).

Innerhalb des Bauchmarkes wird die gesammte Masse von Ganglienzellen ausschliesslich von den Neuroblasten geliefert. Eine weitere Vermehrung der ersteren durch Teilung war wenigstens nicht zu beobachten.

Es ist bisher nur von den Seitensträngen des Bauchmarkes die Rede gewesen, dagegen wurde der den Boden der Neuralrinne bildende mediane Zellenstreifen ganz ausser Acht gelassen. Letzterer, welcher, wie gesagt, anfangs aus verhältnissmässig kleinen Zellen (Fig. 27) besteht, ist es, aus dem der sog. Mittelstrang des Bauchmarkes hervorgeht.

Wenn die Thätigkeit der Neuroblasten beginnt und die Seitenhälften der Ganglienanlagen stärker hervortreten, müssen im Bereiche der Medianlinie die Zellen naturgemäss immer tiefer ins Innere hinein

gelangen. Dort greift dann ebenfalls eine ganz ähnliche Sonderung in dermatogene und neurogene Zellen Platz, wie sie für die Seitenstränge geschildert wurde. Die letztgenannten Zellen, welche den eigentlichen Mittelstrang darstellen, lösen sich von der oberflächlichen, zur Hypodermis werdenden Schicht ab und erscheinen dann gewissermassen wie eingebettet zwischen den Ganglienmassen der Seitenstränge (Fig. 12, Fig. 28—30 *mst*).

Die Zellen des Mittelstranges gewinnen eine langgestreckte Form, sie besitzen immer auffallend helle Kerne und unterscheiden sich dadurch sofort von den rundlichen Neuroblasten oder den kleinen dunklen Ganglienzellen in den Seitensträngen.

Das beschriebene Verhalten bezieht sich nur auf den Mittelstrang im Bereiche des Ganglions selbst. In den interganglionalen Strecken desselben kommen grosse Zellen zur Entwickelung, welche ganz den in den Seitensträngen befindlichen Neuroblasten entsprechen und von welchen sich gleichfalls nach der Dorsalseite einige wenige kleine Ganglienzellen abschnüren.

Die Zahl dieser Mittelstrangneuroblasten ist nicht bestimmt. In der Regel scheinen es in jeder interganglionalen Strecke 2—3 zu sein. Auch sie gelangen tiefer in das Körperinnere hinein, wobei sie sich häufig in dorsoventraler Richtung übereinander schieben (Fig. 11).

Zur Zeit, wenn der Keimstreifen vom Dotter sich abhebt, beginnt die Bildung der Fasermassen in den Bauchmarksganglien. Es geht dieselbe zunächst in den Seitensträngen vor sich. Die von den Neuroblasten ausgehenden fächerförmigen Pyramiden von Ganglienzellen konvergiren in der Mitte der Dorsalseite eines jeden Seitenstranges (Fig. 32). Die an dieser Stelle aneinander stossenden Zellen nehmen eine gestreckte Gestalt an. Ihre Kerne liegen dabei ausschliesslich in den ventralen Abschnitten, d. h. immer in dem Teil, welcher den Neuroblasten zugewendet ist, während der dorsale oder innere Teil einer jeden Zelle in einen langen dünnen Plasmafortsatz übergeht. Die Fortsätze der einzelnen Zellen verschmälern sich hierauf immer mehr, sie bilden sich zu zarten, plasmatischen Fäden aus, die sich verästeln und deren Endausläufer wohl untereinander in Verbindung treten. Das ganze so entstandene Fasergeflecht stellt die sog. Punktsubstanz dar, welche in den Bauchmarksganglien in der Richtung von vorn nach hinten zur Ausbildung gelangt.

Aufmerksam möchte ich noch auf eine Faserkreuzung machen, welche in den Punktsubstanzcentren anfänglich sehr scharf und deutlich zu beobachten ist. Sie findet ihre Erklärung durch das schon hervorgehobene Konvergiren der Ganglienzellenpyramiden. Entsprechend der Stellung der letzteren sind nämlich die Fortsätze der lateral gelegenen Ganglienzellen nach der medialen Seite gewendet und umgekehrt der medialen Zellen nach der lateralen (Fig. 13). Hierbei treffen sie dann in der Mitte aneinander und kreuzen sich unter annähernd rechten Winkeln.

Eine Kreuzung der Fasermassen in den Ganglien lässt sich bei *Forficula* selbst noch bei älteren Embryonen erkennen, sie wird jedoch im weiteren Entwickelungsverlaufe, obgleich sie wohl zweifelsohne noch vorhanden ist, immer schwieriger nachweisbar wegen der Zartheit und der grossen Zahl der einzelnen Fasern.

Die Punktsubstanz liegt anfangs frei an der Dorsalseite der einzelnen Ganglien und wird erst später von der medialen und lateralen Seite her überdeckt, so dass sie damit in das Innere gedrängt wird.

An der Bildung der Querkommissuren, von denen jedem Bauchmarksganglion, wie bei allen anderen Insektenembryonen so auch bei *Forficula*, eine vordere und eine hintere zukommt, beteiligen sich vor allem Faserzüge, welche von den Zellen des Mittelstranges geliefert werden. Ueber die Bildung dieser Faserzüge ist nichts Besonderes zu bemerken, sie gehen gerade wie in den Seitensträngen selbst aus Plasmafortsätzen von Ganglienzellen hervor.

Fig. 13, welche einen Querschnitt durch die sich bildende vordere Querkommissur eines Bauchmarksganglions darstellt, veranschaulicht den Verlauf der vom Mittelstrang ausstrahlenden Fasermassen. Man sieht, dass die letzteren im wesentlichen eine dorsoventrale Richtung nehmen, wiewohl einzelne Fasern auch direkt zu den Seitensträngen hinüberführen. Es mag besonders betont werden, dass für die hintere Kommissur die gleiche Bildungsweise zutrifft, und dass auch sie aus den Zellen des Mittelstranges hervorgeht.

Von den Fasermassen der Seitenstränge gehen später mächtige quer gelagerte Faserzüge aus, welche ebenfalls in den Kommissuren verlaufen und von dem Seitenstrang der einen zu dem der anderen Seite hinüber-

ziehen. Damit kommt dann noch in den Kommissuren selbst eine Faserkreuzung zu Stande zwischen den eben genannten Zügen der Seitenstränge und den dorsoventralen des Mittelstranges. Diese Faserkreuzung hat selbstverständlich mit der vorhin für die Seitenstränge beschriebenen Kreuzung nichts zu thun.

Die Anlage der Querkommissuren erfolgt gleichfalls in der Richtung von vorn nach hinten. Die Entstehung der vorderen Kommissur eilt aber der hinteren bedeutend voraus, so dass die erstere immer schon in 2 oder 3 Ganglien fertig gestellt ist, ehe die hintere Kommissur erscheint.

Nachdem wir nunmehr gesehen, dass innerhalb der Ganglien der Mittelstrang an der Bildung der beiden Querkommissuren sich beteiligt, fragt es sich noch, welches Verhalten der Mittelstrang an den interganglionalen Strecken aufweist. An diesen Stellen waren, wie erwähnt, grosse, den Neuroblasten entsprechende Zellen aufgetreten, welche kleinere Ganglienzellen produziren. Die medianen Neuroblasten liegen anfangs unmittelbar an der Oberfläche (Fig. 11).

Dies Verhalten ändert sich, sobald in den interganglionalen Strecken der Seitenstränge die gleichfalls von Neuroblasten gebildeten Längskommissuren des Bauchmarkes stärker hervortreten und sich nach aussen (ventral) vorwölben. Die Neuroblasten des Mittelstranges gelangen hierbei tiefer ins Innere und lösen sich sodann von den angrenzenden kleinen (dermatogenen) Zellen ab. Damit geht dann gleichzeitig eine auch schon von anderen Beobachtern beschriebene Lagerungsveränderung vor sich. Wie dies Fig. 18 zeigt, gelangen nämlich die Mittelstrangneuroblasten weiter nach vorn und hierdurch je an das Hinterende des vorhergehenden Bauchmarksganglions heran, mit welchem sie verschmelzen.

Durch das allmähliche Einsinken der Mittelstrangneuroblasten sind an den interganglionalen Strecken, wie dies an der genannten Figur zu erkennen ist, tiefe trichterförmige Einsenkungen der Hypodermis entstanden (*apoph*), welche den dermatogenen Zellen der Mittelstrangregion ihren Ursprung verdanken.

Die erwähnten Einsenkungen sind nicht in allen interganglionalen Strecken zu beobachten. Sie fehlen nämlich oder kommen nur sehr undeutlich zur Anlage, zwischen dem Mandibular- und dem ersten Maxillarganglion, sowie zwischen letzterem und dem zweiten Maxillarganglion. Dasselbe gilt für die Strecke zwischen dem dritten Thoracal- und dem ersten Abdominalganglion. Ferner ist die trichterförmige Einsenkung zwischen dem 9. und 10. Abdominalganglion nur in ganz rudimentärer Weise angedeutet (Fig. 43). Es sind dies gerade diejenigen Ganglien, welche schon sehr frühzeitig miteinander verschmelzen. Zwischen ihnen bilden sich gesonderte Längskommissuren nicht aus, und es kann daher ein Einsinken der Mittelstrangneuroblasten hier nicht stattfinden. Wenn sich letztere von den dermatogenen Zellen ablösen, um in die hintere Partie des vorangehenden Ganglions einzuschmelzen, besitzen sie vielmehr noch eine annähernd oberflächliche Lagerung.

Im Abdomen verstreichen die beschriebenen trichterförmigen Hypodermiseinsenkungen wieder. Im Thorax wird dagegen in ihnen Chitin abgesondert, aus welchem die als Apophysen bekannten Stücke des Endoskeletes hervorgehen, die zur Insertion der Beugemuskeln für die Extremitäten dienen.

Die einzelnen Ganglienanlagen treten im Bauchmark deutlich hervor, sobald die Querkommissuren gebildet sind (Fig. 43). Ihre Gesammtzahl beträgt 16. 3 gehören dem Kopf, 3 dem Thorax und 10 der Abdominalregion an. Im 11. Abdominalsegment liess sich bei *Forficula* keine Ganglienanlage mehr erkennen.

Sehr frühzeitig verschmelzen die drei Ganglien der Kiefersegmente zu einem einzigen, während später nach dem Sprengen der Embryonalhüllen das 1. Abdominalganglion sich mit dem letzten Thoraxganglion vereinigt. Schliesslich verbinden sich noch die 4 letzten Abdominalganglien zu einem einzigen, so dass am Ende der Embryonalentwickelung nur 6 freie Abdominalganglien noch vorhanden sind (Fig. 44).

An einem ausgebildeten Bauchmarksganglion können, wie dies besonders von Graber (90) hervorgehoben wurde, 5 Ganglienmassen unterschieden werden, die durch Punktsubstanz von einander getrennt sind. Es sind dies zwei grosse laterale Ganglienmassen und drei hintereinander gelegene mediane Zellenlager[1]), zwischen denen sich die beiden Querkommissuren befinden.

Die beiden lateralen Ganglienmassen entstammen den Ganglienzellen der beiden Seitenstränge. Das hintere Medianlager wird von den oben erwähnten Neuroblasten resp. Ganglienzellen des interganglionalen

1) Letztere hat Graber als vorderes, mittleres und hinteres Medianlager bezeichnet, Ausdrücke, die zu empfehlen sein dürften.

Mittelstranges geliefert. Die Neuroblasten behalten in diesem Teil relativ lange ihre Thätigkeit bei, indem sich von ihnen dort immer wieder neue Ganglienzellen abschnüren. Das hintere Medianlager fällt überhaupt bis gegen das Ende der Embryonalentwickelung durch die grossen in ihm liegenden Zellen auf.

Das vordere und mittlere Medianlager stammt aus der intraganglionalen Strecke des Mittelstranges. Die hier befindlichen Zellen behalten ebenfalls noch längere Zeit hindurch ihre ursprüngliche helle Färbung bei.

Der ganze dorsomediale Teil der Bauchmarksganglien einschliesslich gewisser Fibrillen der Querkommissuren geht somit aus dem anfänglich den Boden der Neuralrinne bildenden Mittelstrang hervor.

b) *Blattiden* und *Grylliden.*

Meine Untersuchungen über die Entwickelung des Bauchmarkes bei den genannten beiden Insektengruppen haben in allen wesentlichen Punkten zu den gleichen Ergebnissen wie bei *Forficula* geführt. Ein Blick auf die Figg. 78, 79, 84, 90—92 wird die auffallende Aehnlichkeit mit den entsprechenden Bildern von *Forficula* zur Genüge beweisen. Von einer Schilderung des Entwickelungsverlaufes bei Blattiden und Grylliden mag daher hier Abstand genommen werden, und es soll an dieser Stelle nur noch ein Punkt eine Erwähnung finden, welcher die mehrfach ventilirte Frage betrifft, ob bei den Insekten die Anlage der Bauchganglienkette schon im 10. Abdominalsegment ihr Ende erreicht.

Diese Frage war bei *Forficula* wegen der Kleinheit des Objektes und der frühzeitig eintretenden Caudalkrümmung nicht mit voller Sicherheit zu entscheiden. Dagegen ist es mir bei *Gryllotalpa* gelungen, den Sachverhalt ohne Schwierigkeit festzustellen.

Bei letzterem Insekt treten nämlich die Neuralwülste im 11. Abdominalsegment mit derselben Deutlichkeit wie in den vorhergehenden Körperabschnitten auf. Auch die Neuralrinne erstreckt sich natürlich durch das 11. Abdominalsegment, und zwar endet sie am Hinterrande desselben mit einer grubenförmigen Vertiefung. Aehnliche Vertiefungen der Neuralrinne (welche bis zum Niveau der Intersegmentalfurchen hinabreichen und daher keine weitere morphologische Bedeutung beanspruchen können) zeigen sich nun auch zwischen allen vorhergehenden Segmenten.

Die Existenz einer solchen Vertiefung am Hinterende des 11. Abdominalsegmentes kann also gleichzeitig als ein deutlicher Beweis dafür angesehen werden, dass eine Segmentgrenze zwischen dem 11. Abdominalsegment und dem 12. Endabschnitt vorhanden ist.

Die Fig. 67 wird diese Verhältnisse veranschaulichen.

Die im 11. Abdominalsegment angelegten Neuralwülste bilden sich zu einem kleinen Ganglion um, welches freilich nicht die Grösse und Selbständigkeit der vorhergehenden Bauchganglien erreicht. Schon frühzeitig legt es sich innig dem 10. Abdominalsegment an, mit dessen Hinterende es verschmilzt.

Die Neuralwülste erreichen sogar im 11. Abdominalsegment noch nicht ihr Ende. In einem etwas späteren Stadium als in dem der Fig. 67 kann man nämlich beobachten, dass sie sich auch auf das Analsegment fortsetzen. Dort verhalten sie sich indessen etwas anders, sie divergiren nach rechts und links und verlaufen an der Hinterseite der Cerci, wo sie dann schliesslich undeutlich werden und verschwinden.

Aus den im Analsegment befindlichen Teilen der Neuralwülste entstehen die beiden starken Längsnerven, welche vom letzten Bauchganglion zu den am Hinterende des Körpers gelegenen Organen ziehen.

Aehnlich wie bei *Gryllotalpa* verhält es sich bei *Periplaneta.* Auch bei dieser Form legen sich Neuralwülste im 11. Abdominalsegmente an. Letztere entwickeln sich hier sogar noch stärker und lassen ein kleines selbständiges Ganglion aus sich hervorgehen. Das 11. Abdominalganglion von *Periplaneta* erreicht den Höhepunkt seiner Entwickelung zur Zeit der Umrollung. Es ist dann durch eine kleine Einschnürung (Intersegmentalfurche) vom vorhergehenden 10. Ganglion abgesetzt und tritt, obwohl es kleiner als sämmtliche anderen Ganglien ist, deutlich als distinkter Abschnitt der Ganglienkette hervor. Mit der

später eintretenden Verkürzung derselben schmilzt es in die hintere Partie des 10. Abdominalganglions ein und liefert, ähnlich wie bei *Gryllotalpa*, das Uebergangsstück zu den beiden hinteren Nervenstämmen.

Die Entwickelung der in Rede stehenden Teile geht auch bei *Gryllus* anscheinend in der gleichen Weise von statten. Es kann daher keinem Zweifel unterliegen, dass hier ebenfalls die an *Gryllotalpa* und *Periplaneta* gewonnenen Ergebnisse Gültigkeit haben, und dass voraussichtlich nicht nur bei den genannten Insekten, sondern ursprünglich wohl bei der Mehrzahl derselben sich die Bauchganglienkette durch 11 Abdominalsegmente hindurch erstreckt haben wird.

2. Ueber die Bildung des Bauchmarkes bei den Insekten.

Eine der auffälligsten Erscheinungen, welche uns bei der Entstehung des Insektenbauchmarkes entgegentritt, besteht jedenfalls in der Ausbildung der grossen als Neuroblasten bezeichneten Urzellen.

Das Vorhandensein solcher Zellen wurde bereits von mehreren Autoren [Korotneff (85), Nusbaum (91), Graber (90), Viallanes (90)] erkannt, es hat dann Wheeler (91) zum ersten Male die Bedeutung der Neuroblasten entsprechend gewürdigt und auf die eigenartige regelmässige Weise, in welcher von ihnen die Ganglienzellen entstehen, aufmerksam gemacht.

Es ist kaum nötig, zu erwähnen, dass bei den von mir untersuchten Orthopteren Neuroblasten gleichfalls zu beobachten waren. Dieselben sind hier sogar noch viel grösser und deutlicher wie bei *Forficula* und durch ihre helle Färbung noch leichter von den angrenzenden Hypodermis- resp. Ganglienzellen zu unterscheiden.

Auch in dieser Beziehung weist *Forficula* wieder ein Verhalten auf, welches sich mehr an das mancher Coleopteren anschliesst, denn wir wissen durch die Untersuchungen von Wheeler (89, 93), dass bei *Doryphora* die Neuroblasten ebenfalls nicht mehr in so charakteristischer Weise ausgeprägt sind, wie bei Orthopteren.

Es hat Wheeler darauf hingewiesen, dass die 8 Längsreihen von Neuroblasten, die er in den Seitensträngen von *Xiphidium* nachweisen konnte, ungemein an gewisse Zellreihen erinnern, welche bei der Bildung des Bauchmarkes von Hirudineen und Oligochäten beteiligt sind.

Bei letzteren treten bekanntlich am Ende des „Keimstreifens" zwei grosse Urzellen auf, von denen nach vorn, d. h. also parallel zur Oberfläche Reihen von Tochterzellen abgeschnürt werden. Bei den Insekten dagegen wurden, wie wir sahen, von den Neuroblasten die Tochterzellen in centripetaler Richtung, mithin also senkrecht zur Oberfläche des Keimstreifens, abgegeben.

Wheeler verkennt diesen Unterschied zwar nicht, hält es aber für möglich, dass bei den Insekten die Schicht der Neuroblasten von wenigen grossen, vor dem After befindlichen Urzellen abstammen könnte und glaubt bei *Xiphidium* an dieser Stelle auch in der That grössere Neuroblasten gefunden zu haben. Hierauf hin hält der Autor dann eine phylogenetische Beziehung zwischen den Neuroblasten der Insekten und den Reihen von Neuralzellen bei Anneliden nicht für unwahrscheinlich.

Diese Ansicht dürfte indessen wohl nicht haltbar sein.

Die Neuroblasten der von mir untersuchten Formen (und auch von *Xiphidium*) treten in vollständig unregelmässigen Gruppen auf, und nichts deutet darauf hin, dass sie von wenigen, am Hinterende befindlichen Urzellen stammen.

Hiergegen spricht auch besonders die ganz andersartige Anlage des Insektenkeimstreifens im Vergleich zu der Bildung des Annelidenkörpers. Während der letztere im wesentlichen in der Richtung von hinten nach vorn auswächst, bildet sich die Embryonalanlage der Insekten, wie in vielen Fällen direkt beobachtet wurde, aus einzelnen isolirten, im Blastoderm entstehenden Bildungscentren (Fig. I).

Eine wirkliche reihenweise Anordnung der Neuroblasten habe ich bei *Forficula* wie bei den Orthopteren nicht nachweisen können. Die scheinbaren Längsreihen sind bei den hier zur Untersuchung gekommenen Formen nicht lückenlos und nur eine Folge der dichten Aneinanderlagerung der Neuroblasten. Ich halte es daher nicht für zulässig, allein das Vorhandensein von Urzellen während

der Bildung des Bauchmarkes bei Anneliden und Insekten als Beweis einer Homologie in Anspruch zu nehmen. Man wird in dem vorliegenden Falle einstweilen nur eine analoge Art der Zellbildung erblicken dürfen.

Das Auftreten regelmässiger Zellreihen bei der Anlage des Bauchmarkes von Insekten und Würmern steht nicht isolirt da. Bei *Mysis* werden die Ganglienzellen des Bauchmarkes in ganz analoger Weise wie bei den Insekten in centripetaler Richtung von oberflächlich liegenden Urzellen abgeschnürt. Die Aehnlichkeit der Bildungsweise in beiden Fällen ist schon von dem Entdecker dieser interessanten Erscheinung bei *Mysis*, von R. S. Bergh (93), hervorgehoben worden.

Ein besonderes Interesse hat stets die Frage nach der Ausdehnung der Bauchganglienkette bei den Insekten gehabt. Diese Frage konnte ich dahin entscheiden, dass ursprünglich 11 Abdominalganglien angelegt werden, und möchte bemerken, dass in dieser Hinsicht meine Ergebnisse von den Befunden aller früheren Autoren abweichen.

Ein Gegenstand der Kontroverse ist ferner von jeher die Rolle des Mittelstranges bei dem Aufbau des Insektenbauchmarkes gewesen.

Wir können an dem Mittelstrang bekanntlich intraganglionale und interganglionale oder kommissurale Abschnitte unterscheiden. Neuroblasten kommen nur in dem letzteren Teile vor, und zwar ist von Wheeler (93) hierselbst das Vorhandensein je eines Neuroblasten angegeben worden. Bei *Forficula* konnte ich an diesen Stellen oft zwei bis drei solcher Zellen auffinden, und dies trifft auch für Orthopteren (*Gryllus*, *Phyllodromia*) zu.

Es fragt sich nun, was aus den einzelnen Abschnitten des Mittelstranges wird.

Nach Hatschek (77), Grassi (84), Heider (89), Graber (90) u. a. sollen die intraganglionalen Bezirke des Mittelstranges ins Innere des Ganglions selbst aufgenommen werden, wo sie mit den Seitensträngen verschmelzen resp. bei der Bildung der Querkommissuren verwendet werden.

Eine entgegengesetzte Ansicht wird neuerdings von Wheeler (93) vertreten. Ihm zufolge kann höchstens eine Beteiligung des Mittelstranges an der Bildung der hinteren Querkommissur vorliegen, während eine solche für die vordere als durchaus unwahrscheinlich gelten muss. Es soll nämlich der Mittelstrang in diesen Regionen überhaupt nicht aus nervösen Elementen, sondern gänzlich aus den dermatogenen Zellen bestehen. Das vordere und mittlere, von Ganglienzellen gebildete Medianlager verdankt daher nach Wheeler ebenfalls nicht dem Mittelstrang seinen Ursprung, sondern entstammt den Neuroblasten der Seitenstränge.

Nach meinen Beobachtungen, welche sich hinsichtlich dieser Frage besonders auf *Forficula* beziehen, findet in den ganglionalen Strecken des Mittelstranges ganz dieselbe Sonderung in dermatogene und neurogene Elemente statt, wie in den Seitensträngen des Bauchmarkes. Die neurogenen Zellen des Mittelstranges, bei *Forficula* leicht kenntlich durch ihre helle Färbung, wandeln sich in Ganglienzellen oder Nervenfibrillen um.

Im Bereiche der Bauchmarksganglien liefert somit der Mittelstrang die als vorderes und mittleres Medianlager bezeichnete Ansammlung von Ganglienzellen und beteiligt sich ausserdem noch an der Bildung sowohl der vorderen wie der hinteren Querkommissur.

Zu sehr verschiedenen Resultaten haben auch die bisherigen Untersuchungen über das Verhalten des Mittelstranges in den interganglionalen Teilen geführt.

Nach Hatschek (77) bleibt der Mittelstrang daselbst mit dem oberflächlichen Epithel im Zusammenhang.

Nach Ayers (84) löst er sich von demselben ab und unterliegt später der Rückbildung.

Die letztere Ansicht hat auch Korotneff (85) ausgesprochen, während Graber (90) zu dem Ergebnis gelangt, „dass das Zellenmaterial des interganglionalen Mittelstranges, zum Teile wenigstens, mit den Ganglien vereinigt wird oder, mit anderen Worten, dass eine Vergrösserung des ganglionalen Mittelteiles auf Kosten des interganglionalen erfolgt“.

Wheeler (93) hat sich im wesentlichen der Hatschek'schen Auffassung angeschlossen und ist der Meinung, „that the interganglionic portions of the median cord take no part in the formation of the ganglia,

but are drawn out from between the connections and constitute a portion of the sternal integument". Hinsichtlich des Verbleibens der in der Medianlinie von *Xiphidium* auftretenden interganglionalen Neuroblasten und der von ihnen abstammenden Ganglienzellen bestätigt Wheeler die Angaben von Graber.

Eigenen Untersuchungen zufolge giebt der Mittelstrang ebenso wie in den intraganglionalen auch in den interganglionalen Abschnitten nervösen Elementen den Ursprung. Es findet sich nur der eine Unterschied, dass es in den letzteren Abschnitten zur Entwickelung von typischen Neuroblasten kommt.

In den ganglionalen Strecken verhindert vermutlich aber nur die bedeutende Entwickelung der Seitenstränge das Auftreten von grossen Urzellen im Mittelstrang, während in den interganglionalen Strecken des letzteren zwischen den hier sehr viel schwächeren, zu den Längskommissuren werdenden Seitensträngen solche Zellen sehr wohl Platz finden können.

Der interganglionale Abschnitt des Mittelstranges rückt, gerade wie in den ganglionalen Bezirken, in das Innere hinein, und zwar verschmilzt er, wie zuerst Graber richtig beobachtete, immer mit der hinteren Partie des vorhergehenden Ganglions. In diesem stellt er dann das sog. hintere Medianlager dar.

Die Ablösung der nervösen Bestandteile von den dermatogenen vollzieht sich in den interganglionalen Teilen erst relativ spät, erst zur Zeit, wenn die Neuroblasten schon tief ins Innere gelangt sind. Hierdurch kommt es, dass die dermatogenen Zellen, welche natürlich immer in kontinuirlichem Zusammenhange mit der Hypodermis bleiben, tiefe, intersegmental gelegene, trichterförmige Gruben bilden.

Die letzteren erhalten sich dauernd nur im Thorax, und zwar entwickeln sich dort in ihnen die sog. Apophysen des Endoskeletes.

Die Entstehung des peripheren Nervensystems ist nicht Gegenstand meiner Untersuchungen gewesen. Einige Notizen über die Herkunft der vom letzten Bauchganglion ausgehenden Nervenstämme sind im vorstehenden Abschnitt zu finden.

Ueber den Verlauf der Faserbündel in den Bauchmarksganglien lagen bisher von embryologischer Seite keine Angaben vor. Vielleicht können die hier mitgeteilten Beobachtungen an *Forficula*, wo sich eine ganz regelmässige Kreuzung der Fibrillenzüge nachweisen liess, für eine gewiss wünschenswerte Untersuchung des feineren Baues der Insektenganglien einmal von Interesse sein.

B. Die Entwickelung des Gehirnes.

1. *Forficula.*

Die Bildung des Gehirns findet gleichzeitig mit der Entstehung der Neuralrinne und der Primitivwülste des Bauchmarkes statt. Gerade wie das Bauchmark ursprünglich als eine Verdickung der Ektodermschicht angelegt wurde, so trifft dies auch für das Gehirn zu. Die Verdickung der betreffenden Ektodermpartie wird bei letzterem ebenfalls durch Vergrösserung einzelner Zellen hervorgerufen. Diese Zellen werden zu Neuroblasten, sie treten gleich anfänglich in der tieferen Schicht des Ektoderms auf oder werden, wenn sie zunächst noch oberflächlich liegen, doch bald von kleinen Zellen überwachsen. Damit leitet sich denn auch im Bereiche des Gehirns eine Trennung in eine dermatogene und in eine neurogene Schicht ein.

Man kann drei Paar hintereinander liegende Ektodermverdickungen unterscheiden, aus welchen die drei hauptsächlichen Gehirnabschnitte, das Protencephalum, Deuterencephalum und Tritencephalum, hervorgehen. Die drei Abschnitte, häufig auch als Proto-, Deuto- und Tritocerebrum bezeichnet, hängen miteinander zusammen und gehen hinten unmittelbar in die Seitenstränge des Bauchmarkes über.

Die Anlagen des Protencephalums oder des Vorderhirns sind die umfangreichsten. An dem in Fig. 22 dargestellten Schnitt sind die Gehirnanlagen (*Prc*) kenntlich an den zahlreichen, im Ektoderm aufgetretenen grossen Zellen, den späteren Neuroblasten. Es zeigt sich, dass das Protencephalum fast die gesammte Breite des Scheitellappens einnimmt. Nur ein schmales laterales Stück jederseits behält den Charakter des

gewöhnlichen Ektodermepithels bei. Es entspricht letzteres (Fig. 22 *hyp*) der im Rumpfteil lateral von den Seitensträngen des Bauchmarks befindlichen Ektodermpartie. Auch in der Medianlinie bildet sich kein neurogenes Gewebe. Hier zeigen sich zwei Vorwölbungen des Ektoderms (*Ob*), aus denen die Oberlippe hervorgeht.

Das etwas weiter hinten befindliche Deuterencephalum (Fig. 23 *Dc*) macht sich in Form zweier Verdickungen zu den Seiten der Mundeinstülpung bemerkbar. Rechts und links von den Verdickungen befindet sich wiederum eine, und zwar im Vergleich zum Vorderhirn etwas breitere Schicht von undifferenzirtem Ektoderm.

Der in Fig. 23 abgebildete Schnitt durch die Anlage des Deuterencephalums ist etwas schief ausgefallen. Auf der rechten Seite der Figur sind daher noch einige Neuroblasten des Protencephalums zu sehen.

Das Tritencephalum endlich tritt in Gestalt zweier Vorwölbungen hinter der Mundöffnung auf. In der Mitte sind dieselben durch noch undifferenzirtes Ektoderm getrennt (Fig. 25), welches der vorn flach auslaufenden Neuralrinne angehört und somit der Region des Mittelstranges entspricht.

Die in den Gehirnanlagen auftretenden Neuroblasten beginnen, gerade wie in den Seitensträngen des Bauchmarkes, sich wiederholt zu teilen und kleinere (Ganglien-)Zellen nach dem Körperinnern abzuschnüren (Fig. 23 rechts bei *nbl*). Letztere bilden wieder die bekannten gegeneinander etwas konvergirenden Pyramiden.

Hiermit tritt dann auch die ganze Gehirnanlage mehr und mehr hervor. Speciell an dem Protencephalum kann man jetzt jederseits 3 Lappen unterscheiden, die ich, dem Vorgange von Viallanes (91) und Wheeler (93) folgend und von der lateralen Seite anfangend, als ersten, zweiten und dritten Lobus bezeichnen will. Sie entsprechen ganz den bei *Mantis* und *Xiphidium* beschriebenen Bildungen.

Am ersten Gehirnlobus (Fig. 40 lob_1) beobachtet man eine Anzahl von grossen, langgestreckten Zellen, welche bereits sehr frühzeitig, gleich bei Beginn der Gehirnentwickelung, auftraten und sich bald von der Oberfläche ablösten. Sie behalten dann aber lange Zeit hindurch ganz unverändert ihr ursprüngliches Aussehen bei. Diese Zellen stellen die Anlage des Ganglion opticum dar (*ggl. op*). Die Ektodermpartie, von der sich letzteres abtrennt, bildet die sog. Augenplatte (*ap*), aus der sich später die Facettenaugen entwickeln. Im hinteren Teile schliessen sich den Anlagen des Ganglion opticum medialwärts noch 1—2 grosse, den Neuroblasten entsprechende Zellen an (Fig. 40 nbl_2).

Zwischen dem ersten und zweiten Lobus des Protencephalums senkt sich eine Ektodermeinstülpung (*igv*) in die Tiefe. Im vordersten Teil besteht dieselbe aus zwei Blättern, zwischen denen ein enges Lumen sich vorfindet, hinten und weiter proximal (innen) fehlt ein Hohlraum, und es zeigt sich nur eine keilförmige Zellmasse, welche den ersten vom zweiten Lobus trennt.

Die Zellen der erwähnten eingesenkten Partie unterscheiden sich besonders durch ihre etwas dunklere Färbung sowie durch ihre Grösse von den oberflächlich verbliebenen Zellen, mit denen sie in unmittelbarem Zusammenhang stehen (Fig. 40 u. 41 *igv*). Die eingesenkte Zellenmasse entspricht dem von Viallanes (91) als bourrelet ectodermique interganglionnaire beschriebenen Gebilde. Wheeler (93) hat dieselbe als interganglionic thickening bezeichnet, ich nenne sie entsprechend interganglionale Verdickung.

Im zweiten und dritten Lobus des Protencephalums (lob_2, lob_3) haben die Neuroblasten das typische, bereits bei Besprechung der Seitenstränge des Bauchmarkes beschriebene Aussehen. Eine bestimmte Anordnung hinsichtlich ihrer Verteilung (in Reihen) ist nicht zu bemerken. Sie bedecken in annähernd gleichmässiger Schicht die gesammte Oberfläche der Ganglienanlage.

Zwischen dem zweiten und dritten Lobus senkt sich gleichfalls die oberflächliche Ektodermschicht ein (Fig. 40 *yst*). Doch ist diese Einsenkung weniger tief, und ihre Zellen unterscheiden sich in keiner Beziehung von den gewöhnlichen, im Ektoderm verbliebenen Elementen.

Die Entwickelung des Deuterencephalums und Tritencephalums ist insofern einfacher, als es an diesen Gehirnabschnitten nicht zur Ausbildung von differenten Lappen oder Unterabteilungen kommt.

Die Bildung der Punktsubstanz geht innerhalb des Gehirns gerade wie beim Bauchmark von denjenigen Ganglienzellen aus, welche zuerst von den Neuroblasten sich abgeschnürt haben und demgemäss am weitesten proximal gelagert sind. Diese Zellen entsenden auch hier protoplasmatische Ausläufer, die sich verzweigen und später in das bekannte Faserwerk sich umgestalten.

Die Punktsubstanz entsteht in den einzelnen Hirnpartien in selbständigen, von einander isolirten Centren, welche erst später miteinander sich vereinigen (Fig. 41). Dieselbe zeigt sich zuerst im zweiten und dritten Lobus des Protencephalums, sie tritt dann im Tritencephalum und Deuterencephalum auf, während zur Zeit, wenn die Embryonalhüllen einreissen, im ersten Lobus des Vorderhirns keine Spur von Punktsubstanz zu erkennen ist.

Mit der Entstehung der später zu besprechenden äusseren Neurilemmhülle verlieren die Neuroblasten des Prot- und Deuterencephalums ihren früheren innigen Kontakt mit der zur Hypodermis werdenden oberflächlichen Ektodermschicht. Die Gehirnanlage erscheint damit deutlich abgesetzt und ist nunmehr in ihren überhaupt noch Hauptzügen fertig gestellt.

Die Neuroblasten verschwinden während des weiteren Entwickelungsverlaufes mehr und mehr. Ganglienzellen scheinen aus ihnen nicht zu werden, sondern sie degeneriren, wie sich wenigstens in manchen Fällen aus den zu unregelmässigen Chitinbrocken zerfallenden Kernen schliessen lässt (Fig. 14). Nur im Bereiche des Protencephalums erhält sich ein kleiner Teil von Neuroblasten und fährt fort, bis in die spätesten Zeiten des Embryonallebens hinein, Ganglienzellen zu produziren.

Es erübrigt noch, die Bildung der Hirnkommissuren kennen zu lernen. Man unterscheidet bekanntlich eine Supraösophagealkommissur, welche als mächtige Fasermasse die beiden Hälften des Prot- und Deuterencephalums vereinigt, und eine Subösophagealkommissur, die die Hälften des Tritencephalums verbindet.

Die Supraösophagealkommissur entsteht vor der Oberlippe zwischen den Hälften des Protencephalums. Ihre Bildung veranschaulicht Fig. 15. Man sieht, dass die zwischen den Hirnhälften befindliche Ektodermlage mehrschichtig geworden, und dass Zellen der tieferen Schicht sich abgelöst und eine langgestreckte spindelförmige Gestalt gewonnen haben. Diese Zellen bekommen auch hellere glänzende Kerne, wodurch sie ungemein an die Mittelstrangzellen der Bauchmarkganglien erinnern. Von den betreffenden Zellen, welche sodann vollständig von dem Ektoderm sich abtrennen, werden quere Faserzüge gebildet, die zu den Fasermassen der Gehirnanlagen hinüberziehen.

Von dem Vorhandensein einer gesondert auftretenden zweiten Supraösophagealkommissur, die zur Verbindung der Hälften des Deuterencephalums bestimmt ist, habe ich mich bei *Forficula* nicht überzeugen können. Viallanes (91), der dieselbe bei *Mantis* beobachtete, giebt an, dass sie „très intimement appliquée contre la commissure des lobes protocérébraux“ wäre und sich später mit dieser verbände. Ohne Zweifel werden bei *Forficula* die beiden Supraösophagealkommissuren gleich von vornherein gemeinschaftlich angelegt, denn man findet stets nur eine gemeinsame quere Fasermasse zwischen den betreffenden Hirnhälften vor.

Die Subösophagealkommissur entwickelt sich aus der in Fig. 25 (*mst*) abgebildeten, zwischen den Hälften des Tritencephalums befindlichen Ektodermpartie, somit an einer Stelle, welche, wie hervorgehoben, vollständig der Region des Mittelstranges im Bauchmark entspricht. Die Bildung der Kommissur selbst vollzieht sich in der nämlichen Weise wie im präoralen Teile.

Von Interesse ist, dass beide Hirnkommissuren von medianen Ektodermzellen stammen, an denen sich in ganz analoger Weise, wie wir dies in der Mittelstrangregion des Bauchmarkes gesehen, eine Scheidung in neurogene und dermatogene Elemente vollzieht. Nur von ersteren werden natürlich die Kommissuren geliefert.

Der Umstand, dass auch beim Bauchmark der aus neurogenen Zellen bestehende Mittelstrang es ist, aus dem die Querkommissuren der Bauchganglien hervorgehen, dürfte deutlich dafür sprechen, dass die Kommissuren des Gehirns und des Bauchmarks einander vollkommen äquivalent sind.

Die Lage der beiden Hirnkommissuren in späteren Entwickelungsstadien ist an den in den Figg. 38, 43 und 44 (*sbks*, *spks*) dargestellten Medianschnitten leicht zu ersehen.

Die Entwickelung der Facettenaugen sowie die Differenzirung des Ganglion opticum aus dem Lobus primus des Protencephalums habe ich nicht genauer verfolgt. Soweit meine eigenen, nicht vollständigen Beobachtungen reichen, kann ich lediglich die bezüglichen Mitteilungen von Viallanes bestätigen.

Nur ein abweichendes Verhalten hinsichtlich der Bildung des Nervus opticus von *Forficula* mag

Erwähnung finden. Es hat VIALLANES (91) beschrieben, dass sich die Anlage des Ganglion opticum vollständig von der darunter liegenden Hypodermisschicht (Augenplatte) durch einen Spaltraum abtrennen soll. Es muss demnach später der Nervus opticus vom Ganglion opticum aus centrifugal auswachsen, um die Augenplatte zu erreichen.

WHEELER (93), der gleichfalls von einer völligen Trennung zwischen Augenplatte und Augenganglion spricht, hat sich den Angaben von VIALLANES angeschlossen.

Bei *Forficula* sind indessen nur die grossen (später zum sog. bourrelet périlaminaire werdenden) Zellen des Augenganglions scharf von der Augenplatte abgesetzt. Weiter medial besteht dagegen eine kontinuirliche Verbindung beider Teile, welche auch späterhin nicht aufgelöst wird, sondern direkt in die Anlage des Nervus opticus übergeht. Es kann deshalb nicht von einem Auswachsen des Nerven in centripetaler oder centrifugaler Richtung gesprochen werden.

Das Vorhandensein einer entsprechenden Verbindung zwischen dem Deuterencephalum und den von ihm aus innervirten Antennen habe ich nicht zur Genüge feststellen können. Es ist daher möglich, dass die Antennennerven erst später, wie VIALLANES angiebt, durch Auswachsen vom Gehirn her gebildet werden. Die vom Tritencephalum zur Oberlippe und zur Haut ausstrahlenden Nerven sind erst spät als feine Stränge nachweisbar, über ihre Entstehung habe ich keine Untersuchungen angestellt.

Es ist schliesslich noch der Verbleib des als interganglionale Verdickung beschriebenen, zwischen dem ersten und zweiten Lobus des Protencephalums befindlichen Gebildes zu erwähnen. Letzteres schnürt sich etwa zur Zeit, wenn die Neurilemmata auftreten, von der Oberfläche ab, nimmt eine kugelige Gestalt an und liegt den optischen Ganglien auf. Im Innern der interganglionalen Verdickung ist dann noch ein kleiner, von der ursprünglichen Einstülpung herrührender Hohlraum nachweisbar. Die um letzteren gruppirten Zellen unterscheiden sich besonders durch ihre dunklere Färbung von den umliegenden Ganglienzellen (Fig. 14). Weitere Veränderungen finden bis zum Schlusse der Embryonalentwickelung nicht statt. Auch bei jungen Larven ist das Organ, dessen Bedeutung einstweilen ganz unklar ist, noch aufzufinden, seine Zellen scheinen aber alsdann zu zerfallen. Von einer Beteiligung desselben an der Bildung der optischen Ganglien habe ich nichts bemerken können.

Die zwischen dem zweiten und dritten Lobus des Protencephalums befindlichen Ektodermeinsenkungen (Fig. 40 *yst*) gehören lediglich der Hypodermis an, mit welcher sie im Zusammenhang bleiben; sie haben mit der Anlage des Gehirns nichts zu thun.

In späterer Zeit, nach vollzogener Umrollung, liegen sie hinter dem Gehirn und dienen zum Ansatz von Muskeln.

2. Ueber die Entwickelung des Insektengehirns.

Die hier nur in ihren Grundzügen dargestellte Entwickelungsgeschichte des *Forficula*-Gehirnes hat fast in jeder Beziehung eine erfreuliche Bestätigung der ausführlicheren Beschreibungen geliefert, welche über die Entwickelung des Orthopterengehirnes von WHEELER (93) und besonders von VIALLANES (91) vorlagen. Die wenigen etwas abweichenden Punkte sind zumeist schon im speciellen Teil hervorgehoben worden.

Meine bezüglichen Beobachtungen an Blattiden und Grylliden sind nicht sehr eingehend gewesen, sie haben aber ebenfalls wieder zu dem gleichen Ergebnis geführt (vergl. Figg. 56, 57, 90, 92).

In allen diesen Fällen geht das Gehirn aus drei hintereinander gelegenen Ganglienpaaren hervor.

Dem ersten derselben oder Protencephalum, welches eine präorale Lage aufweist, gehören die optischen Ganglien an, an denen ich eine weitere Gliederung in bestimmte Abschnitte nicht nachweisen konnte. Deuterencephalum und Tritencephalum sind dagegen den darauf folgenden und mit ihnen von Anfang an in Zusammenhang stehenden Ganglienpaaren des Bauchmarkes äquivalent. Sie verlieren erst später ihre Selbständigkeit und verschmelzen dann vollständig mit dem Vorderhirn.

Es ist dieser Umstand für die viel umstrittene Frage nach der Gliederung des Insektenkopfes von entscheidender Wichtigkeit geworden. Gerade die anfängliche Gliederung des Gehirns

spricht dafür, dass Deuterencephalum und Tritencephalum als die zugehörigen Ganglienpaare zweier ursprünglich postoraler Segmente aufzufassen sind (Antennensegment und Vorkiefersegment), welche erst später mit dem primären Kopfabschnitt sich verbunden haben.

C. Neurilemmata.

Das Auftreten der als Neurilemm bezeichneten äusseren und inneren Hüllmembran ist ungefähr dann zu beobachten, wenn die Embryonalhüllen gesprengt werden, und giebt die Veranlassung zu einer vollständigen Ablösung der Ganglien von der Hypodermis.

Die Neuroblasten beginnen zu dieser Zeit schon zu verschwinden. Die Oberfläche der Ganglien wird grösstenteils dann nicht mehr von ihnen, sondern von Ganglienzellen gebildet. Man bemerkt nun, dass zwischen letzteren einzelne an der Oberfläche befindliche Zellen sich abplatten und ausbreiten. Solche Zellen treten an verschiedenen Punkten auf und bilden, indem sie sich berühren, bald eine geschlossene Hülle um das Ganglion: das äussere Neurilemm. Ich konnte mich davon überzeugen, dass beim Gehirn die ersten Zellen des äusseren Neurilemm am Lobus primus des Protencephalums auftreten und sich somit zuerst lateral erkennen lassen. In ähnlicher Weise geht auch die Bildung des inneren Neurilemm vor sich. In der Umgebung der sog. Punktsubstanz treten ebenfalls langgestreckte platte Zellen auf, welche die innere Hülle liefern.

Soweit reichen die unmittelbaren Beobachtungen. Es erhebt sich nun die Frage nach der Herkunft der Neurilemmzellen.

Nach den neuesten Untersuchungen von Wheeler (93) sollen die letzteren aus dem Mittelstrang hervorgehen, dessen Zellen zur Bildung des Neurilemm aufgebraucht werden.

Sehen wir davon ab, dass sich bei *Forficula* die Umwandlung der Zellen des Mittelstranges in Ganglienzellen nachweisen liess, so erscheint die betreffende Ansicht schon um deswillen nicht wahrscheinlich, weil die ersten Neurilemmzellen an ganz verschiedenen und dem Mittelstrang häufig entgegengesetzten Stellen erscheinen.

Wenn es mir auch nicht gelungen ist, den Ursprung der Neurilemmzellen vollkommen klar zu stellen, so scheint mir doch wohl so viel festzustehen, dass dieselben ektodermaler Natur sind, und somit nicht, wie Nusbaum (83, 86) und Korotneff (85) meinten, auf eingewanderte Blutzellen zurückgeführt werden dürfen.

Das äussere Neurilemm stammt wahrscheinlich von Zellen ab, welche während der Ablösung der Neuroblasten von der dermatogenen Schicht aus der letzteren sich abtrennen.

D. Die Entwickelung des Eingeweidenervensystemes.

1. Eigene Beobachtungen.

Unter den die Eingeweide innervirenden Centren ist von mir besonders das Schlundnervensystem zum Gegenstand der Untersuchung gemacht worden. Der das Bauchmark begleitende sog. Sympathicus mag dagegen hinsichtlich seiner Entstehung hier unberücksichtigt bleiben.

a) *Forficula.*

Das Schlundnervensystem wird noch vor der Umrollung des Keimstreifens angelegt. Es bilden sich an der nach vorn gewendeten, späteren dorsalen Wand des Oesophagus säckchenförmige Ausbuchtungen. Die Zellen derselben schnüren sich von dem Schlundektoderm ab und wandeln sich direkt in Ganglien-

zellen resp. in Nervenfasern um. Zu beachten ist, dass es bei der Entstehung der Schlundganglien niemals, wie bei der Entwickelung des centralen Nervensystems, zum Auftreten besonderer Bildungszellen oder Neuroblasten kommt.

Die Anlage der hauptsächlichen Ganglien veranschaulicht Fig. 38. Man bemerkt, dass die eine (dorsale) Schlundwand verdickt ist und dass in der Medianlinie an drei hintereinander gelegenen Stellen in der Wandung kleine Einstülpungen zu beobachten sind. An diesen drei Punkten schieben sich Zellen in das Innere ein, welche durch ihre helleren, glänzenden Kerne von denen des Schlundektoderms unschwer sich unterscheiden lassen. Es befinden sich diese Zellen zwischen dem Ektoderm und der Mesodermschicht, sie drängen aber letztere in der Medianlinie später fast vollständig zur Seite.

Bereits in dem Stadium der Fig. 37 hatte die Anlage des Schlundnervensystems ihren Anfang genommen. Da aber der in der Figur dargestellte Schnitt seitlich von der Medianlinie geführt war, konnte keine der Einstülpungen, welche genau median liegen, getroffen werden.

Von den drei erwähnten Einstülpungen ist die am meisten distal befindliche die bei weitem bedeutendste. Sie eilt auch in der Entwickelung den anderen beiden voran und liefert, indem ihre Zellen von der Oberfläche sich abschnüren, ein umfangreiches, an der Basis der Oberlippe gelegenes Ganglion frontale (*ggl. fr*).

Betrachtet man die beiden in Fig. 40 und 41 dargestellten Querschnitte, so wird die Entstehung dieses Ganglions leicht verständlich sein.

Die von dem Ganglion frontale nach vorn in die Oberlippe eindringenden Nerven dürften im wesentlichen durch Auswachsen der Zellen des Ganglion geliefert werden. Ausserdem beteiligen sich aber auch noch einzelne Zellen daran, die von dem Körperektoderm abgespalten werden. Durch Auswachsen der Zellen des Ganglion frontale entstehen ferner die Kommissuren, vermittelst welcher dasselbe mit den Seitenhälften des Gehirns in Verbindung tritt.

Wie aus der Fig. 38 ersichtlich, wächst fast die gesammte Zellenmasse des Ganglion frontale in distaler Richtung aus, d. h. nach der Ventralseite hin. Aus der nämlichen Einstülpung der Schlundwand, die das Ganglion frontale geliefert, geht aber noch eine zweite, allerdings kleinere Zellengruppe hervor, die nach der dorsalen Seite wuchert (*ggl. occ*).

Dieselbe bildet eine Anschwellung, welche ich Ganglion occipitale nennen will. Letzteres, von mehr langgestreckter Form, läuft dorsal in zwei lateral gerichtete Hörner aus und steht naturgemäss mit dem Ganglion frontale in unmittelbarer Verbindung. Erst später vergrössert sich die Entfernung zwischen den beiden Ganglien, die dann durch ein verschmälertes Stück zusammenhängen. Dieses ist, obwohl in demselben noch Ganglienzellen eingelagert sein können, bei anderen Insekten in der Regel als Nervus recurrens bezeichnet worden (vergl. hierzu die Figg. 17 und 44 *N. rec*).

Aus der mittelsten der drei am Oesophagus aufgetretenen Einstülpungen entsteht kein medianer Ganglienknoten, sondern zwei Anschwellungen, welche weiter lateralwärts rücken und hier alsbald an die beiden Cölomsäckchen des Antennensegmentes anstossen (Fig. 38, Fig. 16 *ggl. phar*). Ich bezeichne sie als Ganglia pharyngea. Es stehen dieselben von Anfang an mit dem vorhin erwähnten Ganglion occipitale, in dessen nächster Nachbarschaft sie sich befinden, im Zusammenhang.

Aus der dritten, am meisten proximal befindlichen Einstülpung entwickelt sich endlich bei *Forficula* überhaupt kein grösseres Ganglion, sondern nur zwei Nervenstämme (Fig. 38 *n. spl*), welche an den Ganglia pharyngea beginnen und zu den Seiten des Oesophagus zu dessem distalem Ende hinziehen. Nur eine Anzahl unbedeutender kleiner ganglioser Anschwellungen ist in ihren Verlauf eingeschaltet.

Interessant ist, dass zu der gleichen Zeit, in welcher die eben beschriebenen Gebilde auftreten, ein anderer Teil des Schlundnervensystems sich an einer ganz anderen Stelle des Körpers entwickelt. Im ersten Maxillarsegment, ventral, und zwar unmittelbar vor der Basis der Maxillen, wandern Ektodermzellen in das Innere ein. In einem Falle konnte ich beobachten, dass die Einwanderung in Form einer kleinen Einstülpung vor sich ging. Das Lumen der letzteren war aber ein äusserst enges und stets in etwas älteren Stadien wieder verschwunden.

Die sich loslösenden Zellen kommen paarig, rechts und links von der Medianlinie, zum Vorschein

und liegen späterhin in Form je eines kleinen kugeligen Körpers unmittelbar der Hypodermis an. Dies Verhalten ändert sich indessen, sobald die später zu besprechenden hinteren Tentoriumanlagen weiter nach vorn wachsen. Letztere schieben sich nämlich zwischen die Hypodermis und die in Rede stehenden Zellenkörper ein und tragen dieselben, indem sie noch weiter auswachsen, zur Dorsalseite empor.

Die beiden Gebilde, für welche ich ihrer abweichenden Herkunft gemäss den Namen Ganglia allata wählen will, sind jetzt überaus leicht aufzufinden. Ihre Zellen haben sowohl durch ihre Grösse, wie auch durch ihre hellen glänzenden Kerne ein ganz charakteristisches Aussehen erlangt und lenken dadurch sogleich die Aufmerksamkeit auf sich.

Nach vollzogener Umrollung des Keimstreifens sind die Ganglia allata von den Tentoriumeinstülpungen schon bis zu dem Cölomsäckchenpaar des Antennensegmentes geschoben worden, an dessen Wand, wie dies Fig. 16 zeigt, sie sich anheften.

Aus den betreffenden Cölomsäckchen geht, wie ich im voraus bemerke, die Aorta hervor, so dass die Ganglia allata der (ventralen) Wand der letzteren später gewissermassen wie eingelagert erscheinen (Fig. 17). Gleichzeitig befinden sie sich jetzt aber auch in nächster Nähe der beiden Ganglia pharyngea, welche, wie oben erwähnt, ja auch bis zu den Antennensomiten gerückt waren.

Es tritt nun weiterhin eine Verbindung zwischen den Ganglia pharyngea und allata jederseits ein, und endlich verschmelzen noch gegen Ende der Embryonalzeit die beiden Ganglia allata untereinander zu einer einzigen medianen Ganglienmasse.

Diese unterscheidet sich aber selbst noch während der Larvenzeit und sogar noch beim ausgebildeten Ohrwurm durch ihre hellen glänzenden Zellen von den Ganglienzellen der übrigen Schlundganglien, welche, wie wir gesehen, auch einen ganz anderen Ursprung besitzen.

Ein weiterer sehr wichtiger Unterschied zwischen den beiden heterogenen Arten von Schlundganglien zeigt sich endlich noch darin, dass es in den Ganglia allata niemals zur Entwickelung von Punktsubstanz kommt.

Die Beziehung der Schlundganglien untereinander wird am besten die Fig. 17 verdeutlichen, welche aus einer Anzahl von Schnitten durch einen älteren Embryo von *Forficula* kombinirt ist.

b) Gryllus.

Die Entwickelung des Schlundnervensystems von *Gryllus* stimmt in den wesentlichsten Punkten mit der von *Forficula* überein.

Von den drei an der dorsalen Schlundwand auftretenden Einstülpungen ist hier die am meisten proximal befindliche die tiefste und grösste (Fig. 90 *ygl. spl*). Sie liefert auch nicht wie bei *Forficula* nur zwei Nervenstämme, sondern ausser diesen noch zwei sehr umfangreiche Ganglien. Letztere befinden sich an der Stelle, wo der Vorderdarm in den Mitteldarm übergeht. Ich bezeichne sie als Ganglia splanchnica.

Die Ganglia splanchnica liegen anfangs lateral zu den Seiten der Schlundwand und sind durch eine dorsale Querkommissur untereinander verbunden, zu der dann noch ein sehr starker ventraler Verbindungsast hinzutritt. Gegen Ende der Embryonalzeit kommt es aber zu einer Drehung des betreffenden Darmabschnittes, und es wird dann eine Asymmetrie hervorgerufen.

Das eine Ganglion splanchnicum liegt jetzt annähernd dorsal, das andere beinahe ventral vom Darm, während die stärkere Kommissur auf der einen, die schwächere auf der anderen Seite sich befindet. Die beschriebene Lage der beiden Ganglien ist auf dem in Fig. 91 abgebildeten Sagittalschnitt durch eine junge Larve von *Gryllus campestris* zu ersehen.

Die Entwickelung des Ganglion frontale aus der am meisten distal befindlichen Einstülpung der Schlundwand ist ganz die nämliche wie bei *Forficula.* Die aus derselben Einstülpung in proximaler Richtung (nach hinten) wuchernde Zellenmasse liefert den Nervus recurrens, welcher bei den Grillen gleich von Anfang an relativ lang ist und das Ganglion frontale mit dem Ganglion occipitale verbindet (Fig. 86, Fig. 90).

Letzteres entspricht in Form, Aussehen und Lage dem unter gleichem Namen bei *Forficula* beschrie-

benen Ganglion, entsteht aber bei den Grillen aus der mittleren der drei Einstülpungen. Es entsendet nach hinten einen medianen dem Schlund aufgelagerten Nerven (Fortsetzung des Nervus recurrens).

Die beiden Ganglia pharyngea sind bei den Grillen wenig entwickelt, sie entstammen der gleichen Einstülpung der Schlundwand wie das Ganglion occipitale und sind den hinteren Hörnern des letzteren angeheftet.

Das Ganglion occipitale wie die Ganglia pharyngea gliedern sich während der larvalen Entwickelungsperiode noch in mehrere übrigens untereinander eng verbundene Portionen.

Bei *Gryllus* entstehen an der Ventralfläche des Kopfes im ersten Maxillarsegment zwei Einstülpungen. Die hierselbst eindringenden Ektodermzellen liefern zwei Ganglien, welche durchaus den bei *Forficula* beschriebenen Ganglia allata entsprechen und auch gerade wie diese durch ihre helle Färbung leicht bemerkbar sind. Sie gelangen ebenfalls an die Dorsalseite des Körpers, verschmelzen aber nicht untereinander in der Medianlinie und bleiben auch weiter von den Ganglia pharyngea entfernt.

Auch bei *Gryllus* unterscheiden sich die Ganglia allata, selbst noch beim erwachsenen Tier, durch die Grösse ihrer Ganglienzellen und durch das Fehlen der Punktsubstanz sehr wesentlich von den übrigen Schlundganglien.

c) *Gryllotalpa.*

Die Entstehung des Schlundnervensystems von *Gryllotalpa* steht, soweit ich sie verfolgt habe, aufs genaueste mit der von *Gryllus* in Uebereinstimmung.

d) *Blattiden.*

Bei der Entwickelung des Schlundnervensystemes der Blattiden (*Periplaneta. Phyllodromia, Ectobia*) beobachten wir wieder die drei typischen Einbuchtungen am Oesophagus.

Dieselben nehmen hier (insbesondere bei *Periplaneta*) jedoch nicht die Form wirklicher Einstülpungen an, wie bei *Gryllus* und *Forficula*, vielmehr kommt es an ihnen nur zu einer Einwanderung einzelner Zellen, welche aus dem Verbande des Schlundepithels austreten (Fig. 58).

Statt der bei den Grillen vorhandenen beiden Ganglia splanchnica findet sich bei den Blattiden nur ein einziges unpaares vor, welches der am meisten proximal befindlichen Einsenkung der Schlundwand seinen Ursprung verdankt. Es steht durch einen starken Nervus recurrens mit dem weiter vorn befindlichen nicht sehr grossen Ganglion occipitale sowie weiter mit dem Ganglion frontale in Verbindung.

Die Ganglia pharyngea sind bei den Blattiden wohl entwickelt, sie liegen zu den Seiten des Ganglion occipitale und entstammen wie dieses der mittleren der drei Einsenkungen.

Auch die Ganglia allata sind bei den Blattiden vorhanden, sie treten hier allerdings nicht in so auffallender Weise hervor, indem ihre Ganglienzellen kein abweichendes Aussehen besitzen. Die erste Anlage der Ganglia allata bei den Blattiden habe ich zwar nicht verfolgt, zweifle indessen nicht im geringsten, dass sie sich auf die gleiche Weise vollziehen wird, wie bei den vorhin betrachteten Formen.

Die Ganglia allata entsprechen den von Hofer (87) bei *Periplaneta* beschriebenen „paarigen, hinteren Eingeweideganglien".

2. Ueber das Schlundnervensystem bei den Insekten.

Der Entstehung des Schlundnervensystemes ist bisher äusserst wenig Beachtung geschenkt worden.

Heider (89) war es, welcher zuerst die Beobachtung machte, dass das Ganglion frontale und der unpaare Schlundnerv aus einer rinnenförmigen Einstülpung der vorderen Schlundwand hervorgeht. Spätere Untersuchungen von Graber (91), Carrière (90) und Wheeler (93) haben dies bestätigt, ohne indessen irgend Neues hinzuzufügen. Von dem letzgenannten Autor wird noch für *Xiphidium* die Entwickelung aus 3 am Oesophagus befindlichen Verdickungen angegeben.

In morphologischer Hinsicht unterschieden bisher die Anatomen einfach zwischen einem paarigen und einem unpaaren Schlundnervensystem der Insekten. Auf eine eventuelle Ungleichwertigkeit dieser Abschnitte bei verschiedenen Formen konnte hierbei keine Rücksicht genommen werden.

Nach den vorliegenden Untersuchungen wird man hauptsächlich zwischen zwei heterogenen Teilen des betreffenden Systems scharf zu unterscheiden haben:

I.

Der eine Abschnitt entwickelt sich aus der Schlundwand selbst, und zwar, wie es scheint, bei den Orthopteren zumeist aus 3 hintereinander liegenden medianen Einstülpungen.

a) Es entsteht aus der am meisten distal befindlichen Einstülpung (welche später bei dem ausgestreckten Kopf des Insektes die vorderste repräsentiren würde), das Ganglion frontale und ein von hier nach hinten ziehender Nervus recurrens.

b) Letzterer läuft zwischen Oesophagus und Supraösophagealkommissur hindurch und führt zu einem hinter der letzteren befindlichen „Schlundganglion", für welches ich den Namen Ganglion occipitale vorschlage.

Dasselbe bildet bisweilen nur eine unbedeutende Anschwellung des gleichfalls nicht selten mit eingelagerten Ganglienzellen versehenen Nervus recurrens.

Das Ganglion occipitale entsteht entweder aus der mittleren der 3 am Oesophagus aufgetretenen Einstülpungen (Blattiden, Grylliden), oder es wird ursprünglich an der gleichen Stelle wie das Ganglion frontale angelegt (*Forficula*).

c) Immer steht aber das Ganglion occipitale in Verbindung mit zwei zu seinen Seiten befindlichen Ganglia pharyngea, welche stets aus der mittleren der 3 Einstülpungen hervorgehen.

d) Von dem Ganglion occipitale kann der unpaare Nervus recurrens weiter führen und bis zu einem unpaaren Ganglion splanchnicum reichen, oder es können von dem Ganglion occipitale zwei laterale, mit kleinen Ganglienanschwellungen versehene Nerven abgehen (junge Larven von *Forficula*), und es kann in diesem Falle dann auch das Ganglion splanchnicum paarig sein (*Gryllus*).

II.

Ein zweiter Abschnitt des Schlundnervensystems besteht aus zwei Ganglien (Ganglia allata), welche an der Ventralfläche an der Maxillenbasis hervorwuchern, später dorsalwärts rücken und sich dann dem Schlunde anlegen (Blattiden, Grylliden) resp. oberhalb des letzteren in der Mittellinie sich verbinden (*Forficula*).

Die zuletzt erwähnten Ganglien unterscheiden sich häufig durch ihre Struktur von den übrigen Gangliengruppen, und es tritt in ihnen, wenigstens bei den hier untersuchten Insekten, keine Punktsubstanz auf.

Alle genannten Ganglien sind sowohl untereinander, wie mit den benachbarten Organen durch Nervenzüge verbunden, welche hier nicht im einzelnen berücksichtigt werden konnten. Soweit meine Beobachtungen reichen, entstehen dieselben durch Auswachsen der geschilderten Ganglienanlagen[1]).

Besonders möchte ich die Thatsache hervorheben, dass das gesammte Schlundnervensystem der Insekten im Kopfteil angelegt wird und ursprünglich nur diesem allein angehört. Erst später gelangen einige Ganglien mit dem weiteren Auswachsen des Vorderdarmes auch in den Thorax hinein, wir werden hierin aber erst eine sekundäre Lageverschiebung zu erblicken haben.

Für die eigentümliche Erscheinung, dass ein Teil des am Schlunde befindlichen Ganglienkomplexes an einer ganz anderen Stelle des Körpers, nämlich an der Ventralseite vor dem ersten Maxillenpaar angelegt wird, ist eine genügende Erklärung vorläufig noch nicht zu erbringen.

Möglicherweise haben wir in den betreffenden Ganglia allata Centren zu erblicken, welche speciell für die Speicheldrüsen bestimmt sind, die gerade wie diese Ganglien erst sekundär zum Oesophagus eine Beziehung gewonnen haben.

---

1) Eine Ausnahme machen möglicherweise aber die bei *Forficula* vom Ganglion frontale nach vorn ziehenden Nerven.

Hiermit würde die Beobachtung von HOFER (87) in Einklang stehen, nach welcher bei *Periplaneta* die den Ganglia allata entsprechenden hinteren paarigen Eingeweideganglien sich speciell an der Innervation der Speicheldrüsen beteiligen.

II. Das Endoskelet.

A. Eigene Beobachtungen.

Ueber die Entwickelung des Endoskeletes besitze ich eingehendere Beobachtungen nur bei *Forficula*.

Im Kopfabschnitt sind es bei diesem Insekt zwei Paar von Ektodermeinstülpungen, welche das als Tentorium bezeichnete Gebilde liefern. Sie treten noch vor der Umrollung des Keimstreifens auf.

Das vordere Paar entsteht medialwärts an der Basis der Antennen und stellt zwei weite, mit dem blinden Ende nach hinten gerichtete Säcke dar, welche in dorsoventraler Richtung abgeplattet sind.

Die hintere Tentoriumanlage erscheint vorn an der Basis der zweiten Maxillen. Die hier entstehenden Einstülpungen nehmen auch anfangs die Form von weiten Taschen an. Sehr bald aber knicken sie sich rechtwinkelig um und wachsen jederseits als langes, dünnes Rohr nach vorn. Auf diese Weise dehnen sie sich auch durch das erste Maxillarsegment aus, wo sie unter die schon abgeschnürten Ganglia allata sich einschieben, und gelangen, indem die letzteren ihnen gewissermassen wie angeheftet erscheinen, an das Hinterende der vorderen Tentoriumlage.

Nach der Umrollung des Keimstreifens zeigt es sich, dass eine mediane Verbindung zwischen den beiden vorderen Tentoriumanlagen eingetreten ist, welche sich oberhalb des Mandibularganglions, und zwar zwischen diesem und dem Schlunde befindet. An der Vereinigungsstelle ist das Lumen der vorderen Tentoriumanlage ausserordentlich eng geworden, steht aber lateral noch durch die weite Einstülpungsöffnung mit der Aussenwelt in Verbindung.

Die hinteren Anlagen umschliessen gleichfalls noch einen engen Spaltraum im Inneren, sie haben jetzt die median verbundene Partie der vorderen erreicht und legen sich dorsalwärts der letzteren auf.

An dieser Stelle kommt es später zu einer Vereinigung der einzelnen Anlagen untereinander. Von dem betreffenden Punkte wachsen in der Folge noch zwei Schenkel zur Dorsalseite hin (Fig. 16).

Im Laufe der weiteren Entwickelung werden in den Tentoriumeinstülpungen Chitinstücke angelegt, deren Bildung gleichzeitig mit der Ausscheidung einer äusseren Körpercuticula erfolgt.

Besonders an der das Mandibularganglion überbrückenden Partie entwickelt sich eine starke Chitinplatte, die das eigentliche Tentorium darstelllt und sich mit dem weiteren Auswachsen der Matrix auch nach hinten über das ganze Unterschlundganglion ausdehnt.

Die Sehne des Flexor mandibulae entsteht in einer Hypodermiseinstülpung, welche sich an der Innenseite der Mandibel befindet. Die Einstülpung ist nach vorn gerichtet, läuft vorn in zwei Hörner aus und dringt tief in eine umfangreiche Masse von Mesodermzellen ein (Fig. 16 *sflmd*), deren Ursprung sich auf das früher im Mandibularsegment befindliche Cölomsäckchenpaar zurückführen lässt. Aus den Mesodermzellen gehen Muskelzüge hervor, die von der Körperwand ausstrahlen und sich in radiärer Anordnung an die Sehneneinstülpung ansetzen.

Nach vollzogener Umrollung ist die Einstülpung mehr an das Hinterende der Mandibel gerückt, es ist somit eine Lageveränderung eingetreten, ähnlich der, welche HEIDER (89) bei *Hydrophilus* nachgewiesen hat.

Die Sehne des Extensor mandibulae geht aus einer, ebenfalls an der Spitze gegabelten Einstülpung an der Aussenseite der Mandibel hervor.

Die als Apophysen bezeichneten gabelförmigen Chitinstücke, welche sich an der Bauchseite zwischen den Thoraxganglien vorfinden, haben bereits bei Beschreibung des Bauchmarkes eine Erwähnung gefunden. Die Einstülpungen, in denen diese Chitinteile angelegt werden, gehen bekanntlich aus dermatogenen Zellen hervor, die an den interganglionalen Partien durch die ins Innere rückenden Neuroblasten des Mittelstranges in die Tiefe gezogen werden (Fig. 18, 43, 44).

Die entsprechenden Einstülpungen in der Abdominalregion verstreichen nach dem Ablaufe der Embryonalentwickelung, ohne dass in ihnen Chitin ausgeschieden wird.

B. Ergebnisse früherer Untersuchungen.

Die Entwickelung des Kopfskelets ist zuerst von HEIDER (89) zum Gegenstand einer eingehenderen Untersuchung gemacht worden.

Seine Resultate stimmen mit den meinigen in jeder Beziehung überein, während WHEELER (89) für *Doryphora* eine grössere Anzahl von Einstülpungen angegeben hat, aus denen das Tentorium hervorgehen soll.

Ich habe mich indessen davon überzeugt, dass auch bei *Gryllus* und *Periplaneta* die Zahl der Tentoriumanlagen keine grössere ist, sondern, wie HEIDER dies bei *Hydrophilus* beschrieb und ich es bei *Forficula* fand, nur 4 beträgt. Der oben geschilderte Entwickelungsmodus des Tentoriums dürfte daher wohl als der typische anzusehen sein.

Zu Gunsten einer Homologie der Tentoriumeinstülpungen mit Stigmen, für die sich manche Autoren, insbesondere CARRIÈRE (90) und CHOLODKOWSKY (91), ausgesprochen hatten, lassen sich nach meinen Untersuchungen keine Beweisgründe geltend machen.

Die Entwickelung der Apophysen ist von GRABER (91) und WHEELER (89, 93) bereits behandelt worden. Man hat aber diese Bildungen bisher als umgewandelte Abschnitte des Mittelstranges angesehen, während sie, wie ich oben gezeigt habe, mit den eigentlichen (neurogenen) Bestandteilen des Mittelstranges nichts zu thun haben.

III. Das Tracheensystem.

Die Entwickelung des Tracheensystems bietet bei den von mir untersuchten Insekten nichts Bemerkenswertes dar. Die Stigmentaschen entstehen als kleine, anfänglich nicht scharf umschriebene Grübchen in den vorderen lateralen Teilen der stigmentragenden Segmente (Fig. 29, 32, 33). Sie kommen bei *Forficula* bald nach der Segmentirung des Mesoderms und nach dem Hervortreten der Gliedmassen von Kopf und Thorax zum Vorschein. Bei *Gryllus* und den Blattiden erfolgt ihre Anlage erst später, wenn bereits sämmtliche Extremitätenpaare gebildet sind.

In allen Fällen habe ich nur 10 Stigmenpaare auffinden können, die am Meso- und Metathorax sowie an den 8 ersten Abdominalsegmenten sich entwickeln (Fig. III, Fig. V). Spuren rudimentärer Stigmen an den hintersten Abdominalsegmenten sind nicht nachzuweisen.

Bei *Forficula* und bei *Gryllus* werden die Stigmen des Mesothorax gegen Ende der Entwickelung weiter nach vorn verschoben, so dass sie dann scheinbar dem Prothorax angehören.

Die Differenzirung der Tracheen aus den Stigmentaschen geht in der typischen Weise vor sich.

In den Kopf treten bei *Forficula*, von den beiden Mesothorakalstigmen ausgehend, 4 Längsstämme ein, von denen 2 dorsal, 2 ventral befindlich sind. Erstere anastomosiren im Bereiche des Prothorax mittelst eines queren Tracheenstammes und verzweigen sich dann zwischen den Muskelbündeln des Flexor mandibulae. Letztere entsenden auch je einen Zweig zur Muskulatur und umspinnen besonders Schlund und Gehirn.

Vom 7. Abdominalstigma geht ein starker Tracheenast nach hinten, der sich in eine unterhalb der Genitalanlage befindliche Fettkörpermasse einsenkt. Er versorgt die Geschlechtsdrüsen und nimmt, wenn letztere zur Dorsalseite emporrücken, später gleichfalls eine dorsalwärts gerichtete Stellung ein.

IV. Die Oenocyten.

Die Bezeichnung Oenocyten hat WIELOWIEJSKY (86) für gewisse im Fettkörper von Insekten befindliche Zellen vorgeschlagen, welche sich zumeist durch ihre gelbliche Farbe von den gewöhnlichen Fettkörperzellen unterscheiden und damit sofort als besondere Bildungen zu erkennen geben.

Die Entstehung dieser Zellen ist von verschiedenen Autoren bereits geschildert worden, wobei freilich vielfache Verwechselungen mit den Zellen des eigentlichen Fettkörpergewebes untergelaufen sind.

Schon KOROTNEFF (85) beschrieb, dass sich bei *Gryllotalpa* in einem gewissen Stadium Ektodermzellen von der Hypodermis ablösen und dann klumpenweise in segmentaler Anordnung in der Nähe der Tracheen liegen. Es entsprechen diese Zellen den Oenocyten.

Noch früher hatte TICHOMIROFF (82), wie ich einem Citat von GRABER (91) entnehme, in einer russischen Arbeit für *Bombyx mori* ganz ähnliche Angaben gemacht.

Entsprechende ektodermale Zellenwucherungen sind ferner von HEIDER (89) bei *Hydrophilus* beobachtet worden, und es ist schliesslich noch die Bildung der Oenocyten bei verschiedenen Insekten in genauer Weise von GRABER (91) und WHEELER (92) untersucht worden.

Nach den bisherigen Ergebnissen, welche ich auf Grund eigener Untersuchungen vollkommen bestätigen kann, haben wir in den Oenocyten bestimmte Ektodermzellen zu erblicken, die in segmentaler Anordnung unmittelbar hinter den Tracheeneinstülpungen zur Anlage kommen.

Es gelangen dieselben durch einfache Einwanderung (Fig. 30, Fig. 84 *ön*) oder vermittelst säckchenförmiger Einstülpungen, metastigmatische Einstülpungen GRABER's (91), in das Körperinnere und damit in den bereits vorher angelegten Fettkörper hinein. Dort bilden sie noch längere Zeit hindurch deutlich abgesetzte, metamer sich wiederholende Zellengruppen (Fig. 35). Später verteilen sie sich mehr unregelmässig innerhalb des Abdomens (Fig. 88) und gelangen auch in den Thorax, sind aber selbst dann noch, meist allein schon durch ihre Grösse, von den eigentlichen Fettkörperzellen ohne Schwierigkeit zu unterscheiden.

Nach allen früheren Untersuchungen glaubte man annehmen zu können, vergl. GRABER (91), WHEELER (92), dass die Oenocyten ausschliesslich immer nur auf die ersten 8 stigmentragenden Abdominalsegmente beschränkt seien. Dies ist bei den von mir untersuchten Orthopteren auch thatsächlich der Fall, trifft aber für *Forficula* nicht zu.

Bei letzterem Insekt bilden auch im 11. Abdominalsegment sich Oenocyten. Hier zeigen sie sich allerdings später und treten erst nach beendetem Umrollungsprocess in der Hypodermis auf, wenn in den stigmentragenden Abdominalsegmenten die Oenocyten bereits als kugelige Ansammlungen inmitten des Fettkörpergewebes liegen. Im 11. Abdominalsegment bilden die Oenocyten auch niemals so scharf abgesonderte Gruppen, wie die weiter vorn entstandenen Oenocyten, denen sie übrigens sonst in jeder Beziehung gleichen.

Später erlangen sie eine noch beträchtlichere Grösse als die letzteren. Wenn das 11. Abdominalsegment als selbständiger Abschnitt dann nicht mehr nachzuweisen ist, so liegen sie zwischen dem After und den zu seinen Seiten befindlichen ektodermalen Stinkblasen.

Die morphologische Bedeutung der Oenocyten ist noch nicht genügend klar gestellt, wenngleich sie vielfach wohl mit den gleichfalls segmental angelegten, ektodermalen Tracheen in Beziehung gesetzt werden. Besonders GRABER (91) hat die Annahme geltend gemacht, dass Oenocyten und Tracheentaschen ursprünglich aus einer gemeinsamen Anlage hervorgegangen seien.

Die Thatsache indessen, dass bei *Forficula* selbst noch im tracheenlosen 11. Abdominalsegment Oenocyten sich entwickeln, dürfte derartige Hypothesen nicht als berechtigt erscheinen lassen.

V. Die Speicheldrüsen.

Als Speicheldrüsen sind bei den Insekten im Kopf oder vorderen Rumpfteil befindliche drüsige Organe beschrieben worden, welche indessen wohl schwerlich einen Anspruch darauf erheben dürfen, auch alle wirklich als homologe Bildungen zu gelten. Eine genauere Durcharbeitung dieses zur Zeit sehr dunklen Gebietes würde gewiss äusserst wünschenswert sein. Meine eigenen Beobachtungen sind in dieser Beziehung noch etwas fragmentarisch.

Bei *Forficula* entwickelt sich gegen Ende des Embryonallebens ein Drüsenpaar an dem als Mentum bezeichneten Abschnitt der zur Unterlippe verwachsenen zweiten Maxillen. Die Hypodermiszellen wuchern hier nach innen und bilden jederseits der Oberfläche anliegende kompakte Klumpen, die an ihren ungewöhnlich grossen Zellen mit unregelmässig gestalteten, intensiv sich färbenden Kernen leicht ins Auge fallen.

Ein weiteres Drüsenpaar, welches stärker allerdings erst während der postembryonalen Entwickelung hervortritt, entsteht an dem Eingang der Mundhöhle und zwar an dem inneren Winkel der beiden Mandibeln.

Endlich entwickelt sich noch ein drittes Drüsenpaar, dessen Funktion als eigentliche „Speicheldrüse" ich freilich nicht mit Bestimmtheit behaupten will. Es befindet sich im hinteren Kopfteil, besitzt eine kugelige Gestalt und mündet rechts und links an der auf das Submentum nach hinten folgenden Chitinplatte aus.

Einem ganz anderen Typus gehören die Speicheldrüsen der Grillen an. Letztere gehen aus zwei an der Ventralseite des zweiten Maxillarsegmentes und zwar an dessen Hinterrande entstehenden Hypodermiseinstülpungen hervor. Von dort wachsen sie nach innen und gelangen damit an die Wandung des sehr stark vergrösserten Cölomsäckchenpaares des zweiten Maxillarsegmentes. Das betreffende Ursegmentpaar giebt gewissermassen einen Stütz- oder Leitapparat für die sich stark verästelnden Drüsenschläuche ab, welche sich im Kopf und ausserdem im gesammten Thoraxteil ausbreiten (Fig. 91). Erst gegen Ende der Embryonalzeit treten dieselben durch einen Ausführungsgang mit dem Oesophagus in offene Kommunikation.

Die Entwickelung der Speicheldrüsen der Blattiden habe ich nicht genauer verfolgt, sie schliesst sich indessen anscheinend ganz an die der Grillen an.

Bei den von mir untersuchten Insekten sind die Speicheldrüsen, wie dies auch von anderen Untersuchern für andere Formen beschrieben war, ektodermaler Natur. Inwieweit eine Homologisirung dieser Gebilde mit den angeblich mesodermalen Speicheldrüsen der Myriopoden möglich ist, muss einstweilen noch dahingestellt bleiben.

VI. Die Kopfdrüsen von Forficula.

Gegen Ende der Embryonalzeit entsteht bei *Forficula* jederseits am Kopf eine Hypodermiseinstülpung. Dieselbe wuchert nach innen und bildet ein System von unregelmässig gestalteten Säckchen und Schläuchen, welche sich in den Seitenteilen des Kopfes ausbreiten und bis in die Basalteile der Mandibeln eindringen. Die Einstülpungsöffnung bleibt erhalten. Sie befindet sich zu den Seiten der als „Stipes" bekannten Basalteile des ersten Maxillenpaares. Die äussere Chitinschicht setzt sich hier nach innen fort. Ueber die Funktion der in Rede stehenden Gebilde, welche meines Wissens auch von den Entomotomen bisher nicht beachtet wurden, habe ich keine Untersuchungen angestellt.

Es unterliegt wohl kaum einem Zweifel, dass wir es hier mit einem Organ zu thun haben, welches gewissen von Herbst (91) bei Chilopoden beschriebenen „Kopfdrüsen" entspricht.

VII. Die Stink- und Analblasen.

Kurz vor der Umrollung des Keimstreifens treten bei *Forficula* ventralwärts am hintersten Ende des 4. Abdominalsegmentes zwei säckchenförmige Ektodermeinstülpungen auf. Ihre Lage und Gestalt ist an den Figg. IV, V und 34 (*Stbl*) zu ersehen. Die Einstülpungen wuchern tief ins Innere und bilden sich zu weiten Taschen aus, die zu den Seiten des Enddarms sich befinden. Ihre Ausmündungsöffnungen sind später lateral an der Basis der Zangen anzutreffen.

Die erwähnten Taschen stellen Stinkblasen dar, welche nach Meinert (63) nur den jungen Tieren zukommen (als sog. Stinkekjertler), dagegen den erwachsenen Ohrwürmern vollkommen zu fehlen scheinen.

Bei *Gryllotalpa* kommen ähnliche Gebilde zur Entwickelung. Nur entstehen sie hier — auch als Hypodermiseinstülpungen — im Analsegment zu den Seiten des Afters. Sie bilden gleichfalls zwei, je einen weiten Hohlraum im Innern enthaltende Taschen, ohne allerdings die auffallende Grösse wie bei *Forficula* zu erlangen. Ihre äusseren Oeffnungen sind bei den ausgebildeten Embryonen resp. den jungen Larven noch zur Seite des Anus befindlich.

Entsprechende Einstülpungen bei *Gryllus* und den Blattiden sind nicht vorhanden. Ueber die Entwickelung von Stinkdrüsen oder Analblasen bei anderen Insektenembryonen ist bisher ebenfalls nichts bekannt geworden.

Kapitel IV.

Die Entwickelung der mesodermalen Organsysteme.

I. Eigene Beobachtungen.

1. *Forficula.*

a) Die Anlage und Gestalt der Ursegmente. Die Bildung der Blutzellen.

Das Mesoderm stellt nach Entwickelung der Embryonalhüllen einen soliden Zellenstrang dar (Fig. 31 *mes*), der in der Medianlinie zwischen Ektoderm und Dotter sich befindet. Am Hinterende ist ihm die Genitalanlage aufgelagert, am Vorderende zeigt derselbe gemäss seiner etwas andersartigen Entstehungsweise eine grössere seitliche Ausdehnung, doch erstrecken sich die Mesodermzellen nicht bis zum lateralen Rande der Scheitellappen.

Unterschiede in der Struktur und im Aussehen sind bei den Mesodermzellen nicht zu bemerken. Letztere bestehen aus rundlichen oder polygonalen Elementen, die sich aneinander schliessen und lebhaft sich vermehren. Eine Regelmässigkeit in Bezug auf die Richtung der einzelnen Teilungen ist hierbei nicht zu konstatiren.

Unter dem Mesoderm treffen wir die Paracyten (Fig. 22, 24, 31 *par*) an, deren Entstehung oben beschrieben wurde. Teils sind sie der Mesodermschicht unmittelbar angelagert oder dringen sogar zwischen die Zellen der letzteren ein, teils finden sie sich in den superficiellen, eiweissreicheren Partien des Dotters. Sie haben noch das frühere eigenartige Aussehen beibehalten; bemerkenswert ist höchstens, dass in ihrem Innern nicht selten fetthaltige Vakuolen aufgetreten sind. Paracyten sind in der ganzen Ausdehnung des Keimstreifens zu beobachten, in grösserer Zahl allerdings vorn unter den Scheitellappen, sowie hinten in der Umgebung der Genitalanlage.

Der Mesodermstrang beginnt nunmehr unter dem Ektoderm sich auszubreiten und geht in die Form einer einschichtigen Platte über. Dieser Process vollzieht sich von vorn nach hinten.

Vorn zeigt sich auch zuerst eine Gliederung des Mesoderms in Ursegmente, und zwar fängt dieselbe an, sobald die Contouren der Thorax- und Kopfextremitäten als buckelförmige Erhebungen der Ektodermschicht erscheinen.

Bei der Bildung der Ursegmente wird nicht die ganze Mesodermschicht verbraucht. Wie sich recht deutlich an Querschnitten (Fig. 26) erkennen lässt, setzt sich vielmehr medialwärts die Wandung eines jeden Cölomsäckchens in eine Zellenschicht fort, die kontinuirlich in das der gegenüberliegenden Seite übergeht.

Das Verhalten der Ursegmente zu den allmählich immer stärker hervortretenden Extremitäten ist bei *Forficula* dasselbe wie bei Orthopteren und Myriopoden. Es kleidet auch hier jedes Ursegment die Höhlung der entsprechenden Extremität vollkommen aus (Fig. 28).

Eine Ausnahme machen nur die Antennen. Diese erscheinen schon frühzeitig, noch ehe die Ursegmentbildung eingeleitet ist. Gleichwohl folgt aber auch hier die Mesodermschicht dem sich ausbauchenden Ektoderm. Haben sich dann später die Cölomsäckchen im Antennensegment entwickelt, so liegen sie ausschliesslich im Körperteil desselben und entsenden nur einen soliden Mesodermstrang in die Höhlung der Antenne hinein.

In dem kurzen, vor dem Antennensegment befindlichen Abschnitt kommen keine Cölomsäckchen mehr zur Anlage. Man unterscheidet hier nur zwei laterale zellige Verdickungen, welche in der Medianlinie zusammenhängen. Es befinden sich dieselben vor der Mundeinstülpung (Fig. 22).

Ein ähnliches Verhalten wie vor dem Antennensegment findet sich auch hinter demselben in der verhältnismässig weiten Strecke, welche das genannte Segment von dem Mandibularsegment trennt. Die lateralen Mesodermverdickungen sind hier aber deutlich zweischichtig, und wenn es auch in ihnen nicht zur Ausbildung eines eigentlichen Cöloms kommt, so stimmen sie doch in ihrer Gestalt ganz mit einem noch unentwickelten Ursegmentpaar überein (Fig. 24 und 25).

Zweifellos haben wir es hier mit rudimentären Cölomsäckchen zu thun, die dem abortiv gewordenen Vorkiefersegment angehören.

Das oben beschriebene Verhalten, dem zufolge die beiderseitigen Cölomsäckchen eines Segmentes durch eine mediane Zellenbrücke verbunden sind, erleidet eine Störung, sobald in der Mittellinie die Neuralrinne auftritt. Hiermit geht nämlich zugleich eine seitliche Ausbreitung des Keimstreifens vor sich, durch welche die Ursegmente in lateraler Richtung weiter auseinandergezogen werden. Dabei wird auch die oben erwähnte mediane Zellenschicht, welche die beiderseitigen Ursegmente miteinander verband, in Mitleidenschaft gezogen. Ihre Zellen weichen unterhalb der Neuralrinne auseinander und sind dann rechts und links dem medialen Winkel der Cölomsäckchen angeschlossen (Fig. 27).

Dies ist indessen nur ein vorübergehender Zustand. Sehr bald fangen die in Rede stehenden Zellen an, sich lebhaft zu teilen, sich auffallend zu vergrössern und nach der Mittellinie hinzuschieben, womit dann die verloren gegangene mediane Verbindung wiederhergestellt wird (Fig. 28). Der Process vollzieht sich so schnell, dass im Kopf die Zellen in der Mittellinie sich wieder aneinander schliessen, während im Thorax die Ursegmente noch getrennt sind und im Abdomen die Neuralrinne noch nicht aufgetreten und die Verbindung überhaupt noch nicht gestört war.

Die besprochenen in der Medianlinie befindlichen Zellen werden zu den Blutzellen des Embryo, ich werde sie daher fortan auch als solche bezeichnen. Dieselben (Fig. 28, 29, 30, 32 *blz*) unterscheiden sich, abgesehen von ihrer schon hervorgehobenen Grösse, auch noch durch ihre hellere Färbung von den übrigen Mesodermzellen. Die Differenzirung der Blutzellen, welche in der Medianlinie einen in den Dotter vorspringenden Wulst bilden (vergl. Fig. 28 und 29), tritt zuerst am Vorderende ein. Die vordersten derselben befinden sich im Vorkiefersegment, wo sie sich an den hinteren Rand des dort befindlichen Stomodäums anschliessen. Hinten reichen die Blutzellen bis zur vorderen Wand des Proctodäums.

Man wird annehmen dürfen, dass die Blutzellen von dem Zeitpunkt an, in welchem sie sich differenziren und ein von den anderen Mesodermzellen abweichendes Aussehen gewinnen, auch eine bestimmte Funktion übernehmen und vielleicht schon zur Ernährung des Körpers beitragen. Es ist interessant, dass gerade zu dieser Zeit auch eine Veränderung des Dotters vor sich geht, an dem jetzt die Erscheinung der später zu besprechenden Dottersegmentirung hervortritt (Fig. 28).

Die Ursegmente sind in diesem Stadium völlig entwickelt, und es ist dann leicht, ihre einzelnen Abschnitte genauer zu bestimmen.

Das vorderste im Antennensegment befindliche Paar besitzt das weiteste Lumen (Fig. 36 *us. ant*). Seine Wandungen werden später sehr dünn, und es bleibt, wie sich zeigen wird, am längsten erhalten.

Die vor dem Antennensegment befindliche Mesodermmasse weist immer noch zwei deutliche laterale Anschwellungen auf. Letztere liegen unter- resp. innerhalb zweier Ausbauchungen des Ektoderms, welche den beiden Hälften der Oberlippe entsprechen. Diese Mesodermanschwellungen sind übrigens nicht scharf abgesondert, sondern stehen mit der mesodermalen Bekleidung des Stomodäums in kontinuirlichem Zusammenhang (Fig. 40).

Die Mesodermsäckchen vom Mandibular- bis zum 3. Thorakalsegment kleiden, wie erwähnt, die Höhlungen der einzelnen Extremitäten aus, nur ein kleiner, mehr lateral entwickelter Abschnitt des Cölomsäckchens verbleibt in dem eigentlichen Körperteil des Keimstreifens.

Der letztere Abschnitt ist es nun allein, welcher sich längere Zeit erhält, während der in der Ex-

tremität befindliche Teil sehr bald sich zurückbildet. Aus demselben gehen einzelne Zellengruppen hervor, die sich in die Extremitätenmuskeln umwandeln.

Im Abdomen kommen 10 Ursegmentpaare zur Anlage. Das 11. Segment enthält keine Cölomsäckchen mehr, sondern nur zwei entsprechende Anhäufungen von Mesodermzellen, welche indessen ohne Grenze in die mesodermale Bekleidung des Enddarmes übergehen.

Die abdominalen Ursegmente besitzen eine abgeplattete Gestalt. Man kann an ihnen eine dorsale und eine ventrale Wand unterscheiden, die unter spitzen Winkeln aneinander stossen. Ihrer späteren Bestimmung gemäss mag die dorsale Wand als visc e r a l e, die ventrale als somatische Ursegmentwand bezeichnet werden.

Aehnlich wie im Thorax, ist auch im Abdomen das Cölom besonders an der lateralen Seite entwickelt. An der medialen setzt sich das Ursegment dagegen in eine solide ein- oder zweischichtige Zellenplatte fort, welche von den in der Medianlinie befindlichen Blutzellen sehr wohl zu unterscheiden ist.

Die betreffende Zellenplatte liefert später Muskelzüge und mag daher als ventrale Muskelplatte bezeichnet werden (Fig. 28 *vpl*).

Solche Muskelplatten kommen an sämmtlichen abdominalen Ursegmenten zur Anlage. Sie fehlen auch nicht im Kopf und Thorax, wo ihre Beziehungen zu den Ursegmenten sogar ganz die gleichen sind, nur wegen der frühzeitigen Auflösung der letzteren hier nicht so leicht erkannt werden können.

Ein Schnitt durch ein abdominales Ursegment mit den ventralen Muskelplatten (allerdings in einem etwas fortgeschritteneren Stadium) ist in Fig. 29 abgebildet.

Bei den abdominalen Ursegmenten ist die ventrale Wand am stärksten und zeigt eine kleine gegen die Extremität vorspringende Ausbauchung. Das Lumen ist daher in der Mitte am weitesten, vorn und hinten stark verschmälert. Die Erweiterung ist auch auf dem Sagittalschnitt in Fig. 33 zu erkennen, sie entspricht ganz dem in der Extremität befindlichen, nur sehr viel grösseren Abschnitt der thorakalen Cölomsäckchen. Aus der Fig. 33 ergiebt sich ferner, dass, wie dies auch schon bei anderen Insekten beobachtet wurde, die Ursegmente nicht genau mit den Körpersegmenten zusammenfallen, sondern diesen gegenüber ein wenig nach hinten verschoben sind.

b) Die Entstehung des Epineuralsinus (Leibeshöhle).

Die Anlage der Darm- und Körpermuskulatur, der Geschlechtsleiste, des Fettkörpergewebes, der Cardioblasten, des Pericardialseptums (Pericardialzellen) und des paracardialen Zellenstranges.

Im weiteren Entwickelungsverlauf zieht sich der Dotter etwas von dem Keimstreifen zurück; zwischen beiden entsteht dadurch ein freier, selbstverständlich mit einer serösen (Blut-)Flüssigkeit gefüllter, Raum (Fig. 28, 29 *vbs*), welcher als erste Andeutung der definitiven Leibeshöhle anzusehen ist und sich später ganz ausserordentlich stark vergrössert (vergl. die Figg. 30, 32, 35, 38, 39, 43). Dieser ventrale Blutraum bleibt als distinkter, vom Fettkörper freibleibender Abschnitt während der ganzen Embryonalzeit in der Umgebung des Bauchmarkes nachweisbar. Ich bezeichne ihn als Epineuralsinus.

Das Zurückweichen des Dotters vom Keimstreifen geht ganz allmählich und gewissermassen nur widerstrebend vor sich. Stränge und Brücken von Dottersubstanz erhalten sich noch längere Zeit hindurch in der Medianlinie und ziehen, je von der Mitte eines Dottersegmentes ausgehend, zum Keimstreifen hinüber.

In dem Epineuralsinus verteilen sich die Blutzellen, welche jetzt eine deutlich amöboide Gestalt angenommen haben (Fig. 30, 32, 38, 39). Sie legen sich oft in Scharen an die Dotteroberfläche an (Fig. 43), und zwar benutzen sie zum Hinüberwandern zu derselben mit Vorliebe die erwähnten medianen Dotterstränge.

Sobald der blutführende Epineuralsinus bemerkbar wird, kommt es zur Anlage des Fettkörpergewebes. Es lässt sich diese am besten an den abdominalen Ursegmenten verfolgen. In der Mitte der letzteren, und zwar in dem an die ventralen Muskelplatten anstossenden Teil, verlieren die Zellen ihren früheren festen Zusammenhang und bilden ein lockeres Gewebe, das sich in das Innere des Ursegmentes hineinschiebt.

Ein solches Verhalten ist an dem in Fig. 29 abgebildeten Querschnitt durch das 4. Abdominalsegment dargestellt. Mit der Entwickelung des Fettkörpergewebes hat die viscerale Ursegmentwand medialwärts ihren Abschluss verloren und endet daselbst mit scharfem Rande. Damit ist dann zugleich eine Kommunikation zwischen dem Epineuralsinus und den Ursegmenthöhlen eingetreten.

Im Thorax entwickelt sich das Fettkörpergewebe etwas früher, aber an den entsprechenden Stellen und in der gleichen Weise wie im Abdomen.

In einem etwas älteren Stadium zeigen die visceralen Ursegmente vom Mandibularsegment bis zum 9. Abdominalsegment eine weitere Veränderung. In der Mitte der genannten Abschnitte tritt nämlich eine kleine dorsalwärts gerichtete Ausbauchung auf, welche schliesslich zu einem Riss an dieser Stelle führt. Jede viscerale Wand wird hierdurch in eine mediale und laterale Hälfte zerlegt. Letztere schiebt sich über die erstere fort und wächst an der Dotteroberfläche entlang (Fig. 30 *splm*); aus ihr geht die Muskelschicht des Darmes (splanchnisches oder Darmfaserblatt) hervor.

Mit der Abspaltung des splanchnischen Mesoderms nehmen die Ursegmente eine ungefähr dreieckige Gestalt an, indem ihre lateralen Enden, in welchen die somatische und viscerale Wand aneinander stossen, höher nach der Dorsalseite emporrücken (Figg. 30 und 32).

Die nach Abspaltung der Darmmuskelschicht noch übrig gebliebenen Teile der visceralen Ursegmentwände finden bei dem Aufbau der Geschlechtsdrüsen Verwendung. Dies trifft nicht nur für die Abdominalregion zu, sondern hat auch für die thorakalen Ursegmente Gültigkeit. In ihrer Gesammtheit stellen die betreffenden Wandteile auf jeder Körperseite eine Platte dar, welche als Geschlechtsleiste bezeichnet werden mag (Fig. 30 *gsl* und Fig. 32). Die weitere Differenzierung derselben soll an anderer Stelle behandelt werden.

Eine ähnliche Ausbauchung, wie sie vorhin für die viscerale Ursegmentwand beschrieben wurde, zeigt sich darauf auch an der somatischen Wand, und zwar an deren lateralem (jetzt mehr dorsalwärts befindlichem) Ende. An dieser Stelle lösen sich die sogenannten Cardioblasten ab, von denen später das Herzrohr gebildet wird (Fig. 30 *cbl*). Dieselben erlangen bald eine bedeutendere Grösse und fallen durch ihre grossen hellen und langgestreckten Kerne leicht in die Augen (Fig. 32 *cbl*). Cardioblasten entstehen vom Mandibularsegment an und reichen hinten bis ins 9. Abdominalsegment.

Auch ein grosser Teil der Körpermuskulatur geht aus den somatischen Ursegmentwänden hervor. Wie dies an Fig. 30 zu sehen ist, wandern aus dem Verbande des Ursegments zahlreiche Zellen aus und legen sich dem Ektoderm an. In dem in Fig. 32 dargestellten Stadium hat sich die Abtrennung bereits vollzogen. Die ausgewanderten Zellen (*lm*) bilden jetzt an jeder Seite, Segment für Segment, eine besondere Gruppe, aus der die späteren latero-dorsalen Längsmuskelzüge hervorgehen.

Einen etwas andersartigen Ursprung haben die zu den Seiten des Bauchmarkes befindlichen ventralen Längsmuskelzüge. Ihre Entstehung lässt sich auf die früher beschriebenen ventralen Muskelplatten zurückführen, welche sich direkt in die genannten Muskeln umbilden. Die letzteren sind auf Querschnitten (Figg. 30, 32 *vlm*, Fig. 35) als rundliche Zellengruppen ohne Schwierigkeit aufzufinden.

An den den Dissepimenten entsprechenden, d. h. also intersegmentalen Abschnitten gehen aus den ventralen Muskelplatten nicht Längsmuskeln hervor, sondern im Gegenteil Faserzüge, welche von rechts nach links verlaufen und als Transversalmuskeln bezeichnet werden können. Da die Ursegmente gegen die Körpersegmente etwas nach hinten verschoben sind, so erklärt es sich, dass anfänglich die Transversalmuskeln nicht in das Bereich der Intersegmentalräume fallen, sondern jeweilig die vordere Partie der einzelnen noch genau segmental angeordneten Bauchmarksganglien überbrücken. Ein solcher Muskel ist daher auch auf dem in Fig. 13 wiedergegebenen Querschnitt durch das zweite Bauchganglion getroffen worden.

Erst später (nach der Umrollung des Keimstreifens) kommen die Transversalmuskeln grösstenteils wirklich intersegmental zu liegen. Sie gewinnen dann in der Medianlinie des Bauches Insertionspunkte an den zwischen die Längskommissuren des Bauchmarkes sich einsenkenden (bei Besprechung des Mittelstranges erwähnten) Hypodermiseinstülpungen, in welchen die Apophysen sich entwickeln.

Auf dem in Fig. 44 abgebildeten Sagittalschnitt sind die Transversalmuskeln im Durchschnitt zu sehen.

Die Transversalmuskeln erhalten sich bei *Forficula* dauernd nur im Thorax, während sie im Abdomen schon in embryonaler Zeit zum grössten Teil wieder rückgebildet werden.

Nach Abspaltung der Körpermuskulatur bieten die somatischen Ursegmentwände ein ähnliches Aussehen wie vor derselben, d. h. sie bestehen je aus einer einfachen epithelialen Zellenschicht, welche die laterale Begrenzung der Ursegmenthöhle bildet.

Der weitere Entwickelungsverlauf ist nun bei dem dorsalen und dem ventralen Teil einer jeden somatischen Wand ein verschiedener.

Der dorsale Teil stellt die Anlage des Pericardialseptums dar (Fig. 32 *pers*). In ihm bleiben die Zellen verhältnismässig klein und schliessen sich ausserordentlich dicht aneinander. Sie stehen einerseits (dorsal) mit den Cardioblasten in Zusammenhang, andererseits (ventral) gewinnen sie einen Ansatzpunkt an der Hypodermis. Später bilden sie sich in die sog. Flügelmuskeln um, welche, segmental angeordnet, sich unterhalb des Herzrohres vereinigen und dann das Rückendiaphragma (Pericardialseptum) zusammensetzen.

Der ventrale Teil einer jeden somatischen Wand nimmt zwar auch an der Bildung des Pericardialseptums Anteil, erleidet aber in der Mitte eines jeden Segmentes eine ganz eigenartige Ausbildung. Die Zellen werden hier zu blassen, langgestreckten oder cylindrischen Gebilden. Sie erreichen dabei einen so ausserordentlichen Umfang, dass sie bald zu den grössten Zellen des ganzen Keimstreifens überhaupt gehören. Ihre auffallend hellen Kerne befinden sich immer in dem vom Ursegmentlumen abgewendeten Teil der Zelle (Fig. 32 *parst*). In ihrer Gesammtheit stellen diese eigentümlichen Zellen ein Gebilde dar, das den Namen paracardialer Zellenstrang führen soll. Letzterer fällt während der ganzen Embryonalentwickelung und auch während der Larvenzeit wegen seines charakteristischen Aussehens sogleich ins Auge. Selbst beim erwachsenen Tier ist er noch nachzuweisen, tritt dann aber nicht mehr so deutlich hervor. Er befindet sich rechts und links zu den Seiten des Rückengefässes und ist der Wandung des Pericardialseptums aufgelagert.

Gemäss seiner Entstehung aus bestimmten Abschnitten der einzelnen Ursegmente weist der paracardiale Zellenstrang dauernd eine streng metamere Zusammensetzung auf. Letztere tritt am schönsten an Sagitalschnitten hervor. Wie dies Fig. 44 erkennen lässt, ist der paracardiale Zellenstrang (*parst*) aus spindelförmigen Gliedern zusammengesetzt, die den einzelnen Körpersegmenten entsprechen. Ein Querschnitt in einem jüngeren Stadium ist in Fig. 34 und 35 abgebildet. Der betreffende Zellenstrang zeigt sich hier als ellipsoides, ventral von der Blutlakune befindliches Gebilde, das aus den übereinander geschichteten charakteristischen grossen Zellen besteht.

Dadurch, dass das Pericardialseptum nicht dicht an der Hypodermis verbleibt, sondern von dieser sich abhebt, wird ein besonderer Raum, der sog. Pericardialraum, gebildet. Er wird von Fettkörpergewebe ausgefüllt. Die Anlage des letzteren ist auf Fig. 32 (*perfk*) zu sehen. Es geht dasselbe aus Zellen hervor, welche aus der somatischen Wand auswandern, und zwar, wie die Abbildung erkennen lässt, gerade an der Stelle, wo der dorsale und ventrale Abschnitt der somatischen Wand aneinander stossen.

Im Pericardialraum sind auch bei *Forficula* die von Fettkörperzellen wohl zu unterscheidenden Pericardialzellen vorhanden. Sie treten indessen erst während des postembryonalen Lebens deutlich hervor und haben beim geschlechtsreifen Tier dasselbe Aussehen gewonnen, wie die Zellen des oben beschriebenen paracardialen Stranges. Des späten Auftretens wegen ist die Herkunft der Pericardialzellen schwer festzustellen, doch halte ich es für wahrscheinlich, dass sie den unmittelbar unter dem Herzrohr befindlichen Teilen des Pericardialseptums entstammen.

Im Laufe der weiteren Entwickelung rücken die Ursegmente immer weiter nach der Dorsalseite hin. Die Veranlassung hierzu ist besonders in einer stärkeren Ausdehnung des Fettkörpergewebes zu erblicken, in welches nunmehr auch ektodermale Bildungen eintreten. Es sind dies einmal die Tracheen (vergl. Fig. 32 *Tr*), sowie die segmental angeordneten Oenocytengruppen (Fig. 35 *ön*).

Kurz vor dem Einreissen der Embryonalhüllen werden endlich noch die Dissepimente der Cölomsäckchen rückgebildet, deren Höhlungen dann auf jeder Seite ein langes Rohr bilden.

Unberücksichtigt habe ich bisher den Verbleib der im primären Kopfsegment, sowie im 11. Abdominal- und Analsegment befindlichen Mesodermteile gelassen. Hierüber ist wenig zu sagen. Das im Kopfsegment vorhandene Mesoderm hat zum Teil noch längere Zeit hindurch eine deutliche paarige Anordnung bewahrt und ist ins Innere der Oberlippe gelangt (Fig. 38), wo sich schliesslich verschiedene Muskeln aus ihm entwickeln, während der Rest sich in ein lockeres mesenchymartiges Gewebe auflöst.

Das in der Oberlippe enthaltene Mesoderm ist mit anderen, gleichfalls dem Kopfsegment angehörenden Mesodermpartien in Zusammenhang geblieben. Letztere schliessen sich dem Stomodäum an und liefern die Ringmuskulatur des Vorderdarmes (Fig. 38, 40, 41, 43, 44 *mm*).

Auch die im Vorkiefersegment befindlichen paarigen Mesodermanhäufungen (rudimentäres Cölomsäckchenpaar) gehen in die mesodermale Bekleidung der hinteren Wand des Stomodäums über (Fig. 37 *us. vk*, Fig. 38).

Das im hintersten Abdominalteil vorhandene Mesoderm dringt teils in die Cerci ein, teils findet es bei der Bildung der Muskelschichten des Enddarmes Verwendung.

c) Die Bildung des Rückengefässes und der Aorta.

Nach der Umrollung des Keimstreifens zeigen sich an den nach dem Rücken emporwachsenden Seitenrändern zwei durch die ganze Länge des Körpers verlaufende Blutlakunen. Dieselben werden lateral begrenzt von den Cardioblasten, medial von der Anlage des Pericardialseptums (Figg. 34 und 35 *Blk*). Ihre Wandungen sind nur überaus zarte und dünne. Die Kerne der Cardioblasten (*cbl*) mit der Hauptmasse des Zellplasmas sind nämlich weiter ventral verblieben, und nur eine feine Protoplasmaschicht bildet die seitliche Grenze der Lakune. Aehnlich verhält es sich mit der medialen Wandung. Auch sie stellt nur eine äusserst dünne, nur wenige Kerne enthaltende Lamelle dar, während die Zellenschicht des Pericardialseptums (Fig. 35 *pers*) in ihrer Hauptmasse sich gleichfalls an der Ventralseite der Lakune befindet.

Mit der fortschreitenden Umwachsung des Dotters gelangen beide Blutlakunen immer weiter nach der Dorsalseite, bis sie sich dort in der Medianlinie berühren, von hinten anfangend miteinander verschmelzen und so das Herzrohr resp. Rückengefäss bilden. Die Wandungen desselben gehen ausschliesslich aus den Cardioblasten hervor, deren grosse Kerne den Seitenteilen des Rohres eingelagert sind. Mit der ventralen Herzwand ist das Pericardialseptum verwachsen, das später, wie schon erwähnt, muskulös wird und die sog. Flügelmuskeln darstellt, durch deren Thätigkeit im wesentlichen die Blutcirkulation im Körper bedingt ist.

Es ist noch auf die Entstehung der Aorta einzugehen, welche die (klappen- und ostienlose) vordere Verlängerung des Rückengefässes bildet.

Wenn gesagt wurde, dass die beiden Blutlakunen sich miteinander vereinigen, so trifft dies für die hintere Kopfpartie zunächst noch nicht zu. An dieser Stelle steht nämlich der im Körper eingeschlossene Dotter für längere Zeit durch einen Verbindungsgang mit dem ausserhalb in der Nackengegend gelegenen und von der Serosa gebildeten Rückenorgan in Verbindung. Das Herz, welches im Abdomen und Thorax schon vollkommen ausgebildet ist, gabelt sich an dem betreffenden Orte in die beiden ursprünglichen Blutlakunen. Letztere umgreifen den Dottergang und öffnen sich frei in einen medianen, jeder scharfen Begrenzung entbehrenden Blutraum (Fig. XX *mbl*). Derselbe reicht vorn bis zum Gehirn, bekommt einen lateralen, freilich unvollständigen Abschluss durch die beiden dem Antennensegment angehörenden Cölomsäckchen, sowie durch Fettkörpergewebe, während er ventralwärts den Oesophagus umgreift und hier in direkter, weit offener Kommunikation mit dem Epineuralsinus steht, welcher zu dieser Zeit gerade sehr stark entwickelt ist und durch die ganze Länge des Körpers zwischen Bauchmark und Darmkanal sich erstreckt.

In diesem Stadium ist bereits eine Blutcirkulation vorhanden, und zwar dürfte der Blutstrom im Herzrohr von hinten nach vorn, in dem Epineuralsinus in der entgegengesetzten Richtung fliessen.

Vereinzelte Blutkörperchen waren schon früher in die noch getrennten Lakunen eingetreten. Sie finden sich jetzt innerhalb des Rückengefässes sowie in den Lücken und Hohlräumen zwischen sämmtlichen

Organen des Körpers. Die Zahl der Blutkörperchen hat übrigens durch Teilung der ursprünglichen Blutzellen, die gerade zur Zeit der Umrollung eine besonders intensive ist, beträchtlich zugenommen.

Von Wichtigkeit ist das Verhalten der Cölomsäckchen des Antennensegmentes (Fig. XX *us. ant*). Während sämmtliche Ursegmente des Körpers sich aufgelöst haben, indem verschiedene Organe und Gewebspartien aus ihnen hervorgingen, ist dies bei dem genannten Ursegmentpaar nicht der Fall. Letzteres hat sich im Gegenteil zu umfangreichen Säcken erweitert, die zu den Seiten des Vorderdarmes liegen. Später rücken dieselben weiter dorsalwärts und dehnen sich stark in der Längsrichtung aus, wobei ihr Lumen natürlich immer enger werden muss (Fig. XXI).

Die lateralen Wände der betreffenden Ursegmente stellen dann nur noch eine ganz zarte und feine Lamelle dar, während umgekehrt die medialen Wände sich immer mehr und mehr verdicken. An letztere legen sich auch noch Ganglienzellen an: einmal die aus dem Schlundektoderm hervorgehenden Ganglia pharyngea, sowie später etwas hinter denselben die von der Ventralseite kommenden Ganglia allata (vergl. Fig. 16).

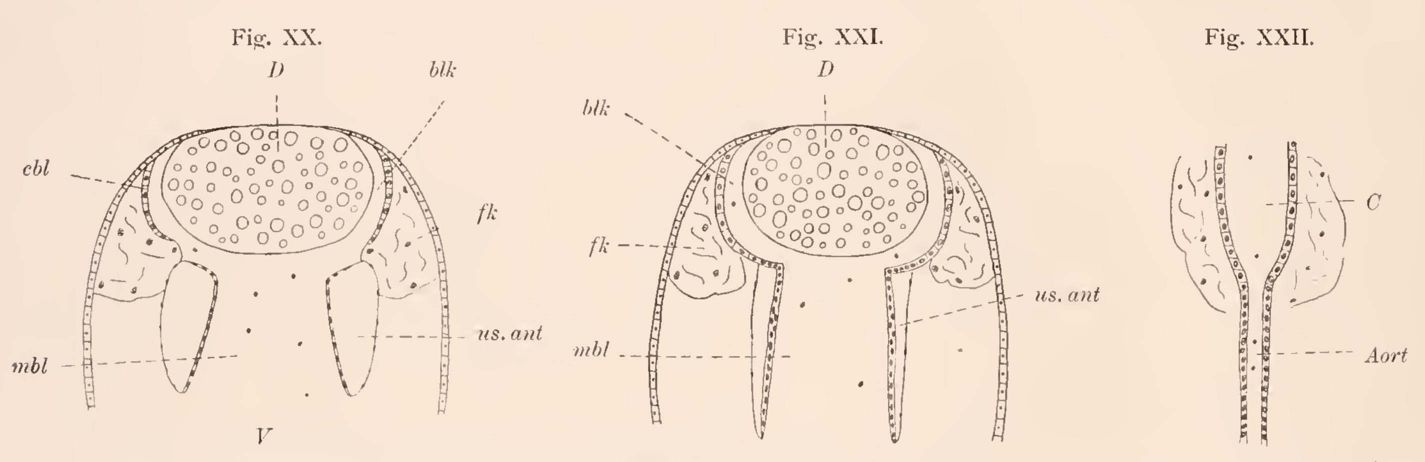


Fig. XX. Frontalschnitt durch die Hinterhauptsregion eines Embryo von *Forficula*. *blk* = laterale Blutlakune. *cbl* = Cardioblasten. *D* = Dotter. *fk* = Fettkörpergewebe. *mbl* = medianer Blutraum. *us. ant* = Cölomsäckchen des Antennensegmentes. *V* = Vorderende.

Fig. XXI. Frontalschnitt durch die Hinterhauptsregion eines Embryo von *Forficula*. Aelteres Stadium wie in Fig. XX. Die Bezeichnungen sind dieselben.

Fig. XXII. Frontalschnitt durch die Hinterhauptsregion eines Embryo von *Forficula*. Aelteres Stadium wie in Fig. XXI. *Aort* = Aorta. *C* = Rückengefäss.

Indem die beiderseitigen Ursegmente, deren Lumen dann schliesslich obliterirt, sich gegeneinander einkrümmen, umschliessen sie später in Gestalt eines engen Rohres den zwischen ihnen befindlichen medianen Blutraum (Fig. XXII). Sie stellen damit die Aorta dar, welche also nicht von eigentlichen Cardioblasten gebildet wird, sondern direkt aus den medialen Wänden des dem Antennensegment angehörenden Cölomsäckchenpaares hervorgeht. Die Zellen der lateralen Wände des letzteren liefern eine peritoneale Umhüllung für die an der Aorta befindlichen, oben erwähnten Ganglienruppen (Fig. 17).

Sobald das Dorsalorgan in den Dotter aufgenommen ist, verbinden sich auch an dieser Stelle die noch getrennt gewesenen Blutlakunen, und es geht dann das Herz kontinuirlich in die Aorta über. Letztere unterscheidet sich jenem gegenüber leicht durch ihr geringeres Kaliber, sie liegt dem vom Ganglion frontale nach hinten ziehenden Nervus recurrens auf und reicht vorn bis zur Supraösophagealkommissur.

2. *Gryllus.*

Ich nehme davon Abstand, auch für die Grylliden eine so eingehende Schilderung von der Ausbildung des Mesoderms zu geben, wie dies für *Forficula* geschehen ist. Einmal vollzieht sich die Differenzirung der Mesodermschicht hier im allgemeinen in ganz ähnlicher Weise, und ferner ist schon für

andere Grylliden (*Gryllotalpa*, *Oecanthus*) die Mesodermentwickelung wenigstens in den Grundzügen bekannt geworden. Einige zum Vergleich interessirende Punkte mögen aber gleichwohl noch eine Erwähnung finden.

Die Gliederung des Mesoderms in Ursegmente vollzieht sich bei *Gryllus* nach vollzogener dorsaler Krümmung, d. h. sobald der Keimstreif in den Dotter versenkt ist. Die Mesodermlage, welche anfänglich als einzellige Schicht, die ganze Breite des Keimstreifens einnehmend, unter dem Ektoderm sich befindet (Fig. 74, 77, 89), wird zunächst Segment für Segment zweischichtig. Durch Auseinanderweichen der beiden Schichten werden die Ursegmenthöhlen gebildet.

Es gelangen im ganzen 17 Paare von Cölomsäckchen zur Ausbildung. Das erste gehört dem Antennensegment an, 3 den Kiefer-, 3 den Thorax- und 10 den ersten Abdominalsegmenten. Das Mesoderm im Vorkiefersegment stellt jederseits nur eine sehr wenig scharf umschriebene Zellengruppe (rudimentäres Ursegment) dar. Mesoderm findet sich wie bei *Forficula* auch im primären Kopfsegment und in der hintersten Abdominalpartie. Ein Cölom kommt aber in diesen Teilen nicht mehr zur Entwickelung.

Im Gegensatz zu *Forficula* haben bei den Grillen die Ursegmente (selbst im Abdomen) die Gestalt von weiten Säcken. Es erstrecken sich dieselben in die Höhlungen der Extremitäten, und zwar ist es immer der mediale Abschnitt der somatischen Wand, welcher das Innere der Extremität auskleidet (Fig. 78).

Auch bei den Grylliden wird nicht die ganze Mesodermschicht zur Ursegmentbildung verbraucht, es verbleibt vielmehr eine Anzahl von Zellen in der Medianlinie, aus denen die späteren Blutkörperchen hervorgehen (Fig. 78, 79 *blz*).

In ausserordentlich klarer und instruktiver Weise lässt sich bei *Gryllus* die Anlage der Körpermuskulatur verfolgen. Die einzelnen Muskelgruppen bilden sich nicht wie bei *Forficula* durch Auswandern isolirter Zellen aus dem Verbande der Ursegmentwand, sondern die betreffenden Zellen bleiben untereinander in Zusammenhang, so dass die Muskeln direkt durch Abfaltung vom Epithel der Leibeshöhle aus entstehen. Letztere Erscheinung ist vermutlich durch die Weite der Ursegmenthöhlen bedingt.

Die Muskelbildung beginnt zuerst an der medio-ventralen Seite der Ursegmente, d. h. an der Stelle, wo somatische und viscerale Wand aneinander stossen. Dort buchtet sich ein kleines, halbrohrförmiges Divertikel aus (Fig. 78 *dvlm*), das sich völlig abschnürt, um dann frei als kleines zelliges Säckchen neben dem Ursegment zu liegen. Das Lumen dieser Säckchen verschwindet nach kurzer Zeit (Fig. 84 *vlm*). Es gewinnen dieselben später eine Insertion an der Hypodermis und werden schliesslich zu den ventralen Längsmuskelzügen (Fig. 88 *vlm*).

Die sich abschnürenden Divertikel von *Gryllus* entsprechen vollkommen den ventralen Muskelplatten von *Forficula*, in welche sich freilich niemals das Cölom hineinerstreckte.

Wie bei *Forficula* gehen auch bei *Gryllus* aus den abgeschnürten Säckchen an den intersegmentalen Strecken transversal verlaufende Muskelzüge hervor. Im Thorax inseriren dieselben später an den in der Medianlinie befindlichen Apophysen des Endoskeletes, sie erhalten sich bei *Gryllus* aber auch im Abdominalteil, wo sie, selbst noch beim ausgebildeten Insekt, als breite, quere Mittelbänder von der rechten zur linken Seite über das Bauchmark hinwegziehen (Fig. 88 *vtrm*).

Der im Innern der Kopf- und Thoraxgliedmassen befindliche Teil der somatischen Ursegmentwände gliedert sich bei *Gryllus* in zwei tiefe Säcke, welche sich gleichfalls vom Ursegment ablösen (Fig. 78 *dve*, *dvf*). Aus ihnen geht die Bewegungsmuskulatur der betreffenden Extremität hervor. Der mediale Zellsack giebt dem Musculus flexor, der laterale dem Musculus extensor den Ursprung. Von beiden falten sich vorher noch zahlreiche andere kleine Muskelgruppen ab, deren weitere Entwickelung von mir im einzelnen nicht mehr verfolgt ist. Sie werden zu den verschiedenen im distalen Abschnitt der Extremität befindlichen Muskeln.

In den Hauptmuskelgruppen der Extremität bleiben noch relativ lange Zeit hindurch Spuren des ursprünglichen Cöloms erhalten; die Muskeln stellen somit ihrer ersten Anlage nach röhrenförmige Gebilde dar.

An den abdominalen Ursegmenten lässt sich eine Gliederung in dem Extensor und Flexor entsprechende Zellengruppen nicht mehr nachweisen.

Die bei *Gryllus* sehr stark entwickelten dorsoventral verlaufenden Muskelzüge des Rumpfes werden gleichfalls als säckchenförmige Ausstülpungen, also nicht durch Auswanderung von Zellen, von seiten der somatischen Ursegmente angelegt (Fig. 78 *dvdv*). Es lässt sich dieser Prozess hier allerdings nicht so gut verfolgen, wie in den vorhin beschriebenen Fällen.

Der Epineuralsinus entsteht wie bei *Forficula* durch Abheben des Keimstreifens vom Dotter (Fig. 78 *vbs*). Im Sinus sind die Blutzellen anzutreffen, welche freilich niemals in so grosser Zahl auftreten und sich auch nicht so frei in ihm zerstreuen, wie bei dem zuletzt genannten Insekt, vielmehr bei *Gryllus* fast immer in Berührung mit den Ursegmentwänden bleiben. Der Dotteroberfläche legen sich die Blutzellen gleichfalls nur ganz vereinzelt auf (Fig. 90). Die weitere Differenzirung der Ursegmente schliesst sich bei *Gryllus* eng an die von *Forficula* an.

Das Fettkörpergewebe (Fig. 84 *fk*) entsteht in den medialen Ursegmentabschnitten und verdankt grösstenteils Zellen der somatischen Schicht seinen Ursprung. Je stärker es sich entwickelt und vergrössert, desto weiter werden natürlich die Ursegmenthöhlen selbst nach der Dorsalseite gedrängt (Fig. 84 *cöl*). Aus den lateralen Teilen der visceralen Ursegmentwände entsteht die Darmmuskelschicht (*splm*). Die übrig bleibenden medialen Abschnitte derselben Wände treten in Beziehung zur Genitaldrüse und stellen die sog. Geschlechtsleiste dar (Fig. 84 *Gna*).

Die Cardioblasten (Fig. 84 *cbl*) wandern aus den dorsoventralen Enden der Ursegmente aus. Eine charakteristische Eigentümlichkeit der Grylliden (*Gryllus* und *Gryllotalpa*) besteht in der frühzeitigen Ausbildung der lateralen Blutlakunen, welche schon vor der Umrollung eine beträchtliche Grösse erlangen und hier überhaupt weit stärker als bei anderen Orthopteren entwickelt sind.

Korotneff (83, 85) hat bereits für *Gryllotalpa* ihre Entstehung sowie ihre spätere Vereinigung zur Bildung des Herzrohres geschildert.

Fig. 84 zeigt bei *Gryllus dom.* die Blutlakune der einen Körperseite im Querschnitt. Die laterale Wand der Lakune wird von den Cardioblasten, die mediale nicht, wie bei *Forficula*, von Zellen des Pericardialseptums, sondern im vorderen und hinteren Körperabschnitt von Zellen des definitiven Darmepithels gebildet.

In die seitlichen Blutlakunen treten sehr frühzeitig Blutzellen ein.

Das Pericardialseptum (Fig. 88 *pers*) geht aus den lateralen (später mehr dorsal gerichteten) Teilen der somatischen Ursegmentwände hervor. Von den betreffenden Abschnitten aus entwickelt sich aber noch vorher ein mesenchymatisches Gewebe, das zu dem im Pericardialraum befindlichen Fettkörperkomplex wird (*perfk*).

Der für das Rückenseptum von *Forficula* beschriebene paracardiale Zellenstrang fehlt den Grillen vollständig.

Die Pericardialzellen (Fig. 88 *perz*) differenziren sich dagegen hier schon während des Embryonallebens. Sie gehen aus Zellen hervor, welche in unmittelbarem Anschluss an die Cardioblasten zur Dorsalseite gelangen, und entstammen somit den dorsalen Abschnitten der somatischen Ursegmentwände.

Eine eigenartige Differenzirung erfahren die Mesodermanhäufungen, welche innerhalb des Vorkiefersegmentes sich befinden. In ihnen gewinnen die Zellen nie die bei *Forficula* beschriebene regelmässige epitheliale Anordnung, wodurch sich bei letzterer Form diese Gebilde eben deutlich als rudimentäre Cölomsäckchen zu erkennen gaben. Sobald aber später bei *Gryllus* der Epineuralsinus sich gebildet hat, vergrössern sich die Mesodermzellen im Vorkiefersegment, Vakuolen treten in ihrem Plasma auf, und von beiden Körperhälften treten die so modificirten Zellen in der Mittellinie zusammen. Sie bilden dann ein unpaares Organ, welches sich an der hinteren Wand des Oesophagus befindet und dem von Wheeler (93) für *Xiphidium* und *Phyllodromia* beschriebenen rätselhaften Subösophagealkörper entspricht. Letzteres ist charakterisirt durch ausnehmend grosse helle, mit blassen Kernen versehene Zellen, welche sich später in guirlandenähnlichen Strängen aneinanderreihen.

An dem in Fig. 90 dargestellten Medianschnitt durch einen Keimstreifen von *Gryllus camp.* ist die

Lage und Gestalt des Subösophagealkörpers (*sök*) zu ersehen. In einem jüngeren Stadium, welches *Gryllus dom.* angehört, ist derselbe, stärker vergrössert, in Fig. 86 wiedergegeben. Die Zellen des Subösophagealkörpers fallen hier schon durch ihre hellere Färbung und durch ihren lockereren Zusammenhang den Mesodermzellen gegenüber auf.

Der Subösophagealkörper, der auch bei *Gryllotalpa* angetroffen wird, erhält sich die ganze Embryonalzeit hindurch. Bei reifen Embryonen findet er sich noch am Oesophagus vor, aber immer in unmittelbarster Nachbarschaft der Speicheldrüsen, deren verästelten, lappenförmigen Enden er sich angelagert hat.

Beim ausgebildeten Insekt ist der Subösophagealkörper verschwunden, die Art seiner Rückbildung während der Larvenzeit habe ich nicht untersucht.

3. *Periplaneta, Phyllodromia* und *Ectobia.*

Bei den genannten Blattiden liegt das Mesoderm anfänglich als einfache Zellenschicht unter dem Ektoderm und nimmt die ganze Breite des Keimstreifens ein (Fig. 49 *mes*).

Die Ursegmente entstehen im Vergleich zu *Forficula* und den Grylliden in etwas abweichender Weise. Ihre Bildung geht Hand in Hand mit der Anlage der Extremitäten, welche als buckelförmige Aussackungen der Ektodermschicht erscheinen. Die Höhlung dieser Aussackungen ist von Anfang an von einer Mesodermlage ausgekleidet, die dem sich ausbuchtenden Ektoderm gefolgt ist. Es sind damit also auch säckchenförmige Mesodermausstülpungen entstanden, welche erst später durch Umbiegen ihrer freien Ränder einen dorsalen Abschluss gewinnen.

Man kann daher sagen, dass bei den Blattiden der der Extremität angehörende Teil des Ursegmentes früher angelegt wird, als der eigentliche Körperteil desselben.

Die Angabe von Cholodkowsky (89, 91), dass bei *Phyllodromia* auch im 11. Abdominalsegment noch ein Cölomsäckchenpaar zur Entwickelung kommt, kann ich bestätigen, wiewohl das Vorhandensein desselben von Wheeler (93) in Abrede gestellt wurde. Das Cölom dieser Säckchen ist allerdings nur ein äusserst schmales und enges. Die ganz regelmässige, epitheliale Anordnung der dasselbe einschliessenden Mesodermzellen lässt dagegen keinen Zweifel übrig, dass wir es hier wirklich mit echten, allerdings nur wenig entwickelten Ursegmenten zu thun haben. Letztere sind im 11. Abdominalsegment nur während einer kurzen Entwickelungsperiode zu beobachten, sie bilden sich weit früher zurück, als die vorderen Ursegmentpaare, und zwar einfach durch Auseinanderweichen ihrer Zellen. Bei *Phyllodromia* kommt das betreffende Cölomsäckchen deutlicher zur Ausbildung als bei *Periplaneta*, möglicherweise habe ich aber bei letzterer Form noch nicht das geeignetste Entwickelungsstadium vor Augen gehabt.

Die Ursegmente der Blattiden erinnern durch ihr weites Lumen und ihre sackförmige Gestalt an diejenigen der Grillen. Die spätere Entwickelung der Cölomsäckchen zeigt demgemäss bei beiden Gruppen auch manche übereinstimmende Züge.

Dies dokumentirt sich vor allem in der Anlage der Körper- und Gliedmassenmuskulatur. In Uebereinstimmung mit den Grillen entstehen nämlich sowohl bei *Periplaneta* wie bei *Phyllodromia* die einzelnen Muskelgruppen durch Abfaltung von der Epithelschicht der Leibeshöhle (Ursegmentwand) aus. Für *Phyllodromia* habe ich diese Art der Muskelbildung bereits an anderer Stelle (92) hervorgehoben.

Die Anlage des Fettkörpers, des Pericardialseptums, des Darmmuskelblattes u. a. aus der Mesodermschicht habe ich gleichfalls in einer früheren Arbeit (91) bereits eingehend geschildert. Die damals für *Phyllodromia* gegebene Beschreibung passt auch vollkommen für *Periplaneta*.

Die Entwickelung des Fettkörpergewebes von *Phyllodromia* ist ungefähr gleichzeitig mit mir auch von Cholodkowsky (91), jedoch in wesentlich verschiedener Weise beschrieben worden. Es leitet dieser Forscher den Fettkörper nämlich nicht vom Mesoderm, sondern von Dotterzellen ab, welche in einem gewissen Entwickelungsstadium in die Leibeshöhle eindringen sollen. Da indessen meine jetzigen Untersuchungen an *Periplaneta*, *Forficula* und den Grylliden mein damaliges Ergebnis bestätigt haben, und ich mich ferner in dieser Hinsicht in Uebereinstimmung mit Heider (89) und Wheeler (92) befinde, so glaube

ich einer nochmaligen Beweisführung für die mesodermale Natur des Fettkörpergewebes bei den Blattiden enthoben zu sein.

Auch die Entstehung des Rückengefässes von *Phyllodromia* hat durch CHOLODKOWSKY (91) eine abweichende Darstellung gefunden, indem das Vorhandensein von Cardioblasten bezweifelt wurde. Solche sind indessen schon von WHEELER (89) richtig erkannt und auch von mir bereits beschrieben und abgebildet worden (91).

Die Herzentwickelung vollzieht sich bei den Blattiden nach demselben Schema wie z. B. bei den Grillen und *Forficula*. Die Bildung des Pericardialseptums, der Pericardialzellen sowie des im Pericardialraum befindlichen Fettgewebes ergiebt ebensowenig etwas Abweichendes von den für die genannten Insekten oben gemachten Angaben.

Ein paracardialer Zellenstrang fehlt, wie den Grillen, so auch den Blattiden.

Die Blutzellen gehen wieder aus den in der Medianlinie des Keimstreifens befindlichen Zellen hervor, welche bei der Bildung der Ursegmente keine Verwendung gefunden hatten.

Während bei *Periplaneta* die Blutzellen sich mehr unregelmässig zerstreuen und zum Teil selbst in die oberflächlichen Partien des Nahrungsdotters (Fig. 60 *blz*) eintreten, häufen sie sich bei *Phyllodromia* anfangs in grösserer Zahl in der ventralen Mittellinie unterhalb des Nervensystems an.

Sie stellen dort in ihrer Gesammtheit ein strangförmiges Gebilde dar, welches von NUSBAUM (83) als „Chorda" beschrieben worden ist.

Der von WHEELER (92, 93) bei *Phyllodromia* aufgefundene Subösophagealkörper ist auch bei *Periplaneta* und *Ectobia* vorhanden. Seine mesodermale Abkunft, welche bisher als zweifelhaft gelten musste, habe ich mit Sicherheit feststellen können. Gerade bei den Blattiden lässt sich besonders gut die allmähliche Umwandlung der rudimentären Cölomsäckchen des Vorkiefersegmentes in den Subösophagealkörper verfolgen.

In Fig. 56 gebe ich die Abbildung eines Transversalschnittes durch das betreffende Segment von *Phyllodromia*. Der Schnitt wurde etwas schief geführt, so dass, ausser den beiden der Medianlinie genäherten Mesodermgruppen des Vorkiefersegmentes, lateral von ihnen noch die beiden Cölomsäckchen des Antennensegmentes getroffen sind. Obwohl das Mesoderm des Vorkiefersegmentes in diesem Stadium noch eine deutliche paarige Anordnung besitzt, so erkennt man doch, dass seine Zellen durch ihre Grösse und ihre etwas schwächere Färbung sich bereits von den übrigen Mesodermelementen unterscheiden. Diese Unterschiede machen sich später noch stärker geltend, wenn die beiden Mesodermgruppen des genannten Segmentes sich innerhalb der Mittellinie vereinigen. Sie stellen dann den ventral vom Oesophagus gelegenen unpaaren Subösophagealkörper dar, welcher dieselben charakteristischen Eigentümlichkeiten wie bei *Gryllus* besitzt und auch hinsichtlich seiner weiteren Ausbildung mit dem der letztgenannten Form übereinstimmt.

Fig. 59 zeigt den Subösophagealkörper von *Periplaneta* in einem weiter fortgeschrittenen Entwickelungsstadium.

II. Ueber die Cölomsäckchen der Insekten.

Die Differenzirung des Mesoderms beginnt bei den Insekten mit der Gliederung desselben in Ursegmente (Somite). Die Höhlungen der letzteren treten in der Regel zuerst als Spalten der Mesodermschicht auf, sie können aber auch durch Umschlagen oder Einkrümmen der freien Ränder von bestimmten, dem Ektoderm anliegenden Mesodermabschnitten gebildet werden, wie z. B. bei den Blattiden und bei gewissen Lepidopteren (HERTWIG 81).

Ein wesentlicher Unterschied dürfte hiermit nicht gegeben sein.

In etwas abweichender Weise vollzieht sich nach CARRIÈRE (90) die Bildung der Ursegmenthöhlen von *Chalicodoma*. Letztere entstehen nach ihm bei der Einstülpung der Mittelplatte als längsverlaufende

spaltförmige Furchen. Sie werden später vollständig überwachsen, erweitern sich und bilden sog. Urhöhlenschläuche, welche dann eine Gliederung in einzelne Kammern erfahren [1]).

Ursprünglich kommt jedem Körpersegment ein Ursegmentpaar zu. Wir werden daher, abgesehen von den im primären Kopfsegment und Analsegment befindlichen Mesodermteilen, im ganzen 19 Ursegmentpaare anzunehmen haben.

Von diesen entfallen auf den postoralen Teil des Kopfes 5 Paare. Das erste derselben würde dem Antennensegment, das zweite dem Vorkiefersegment, das dritte bis fünfte Paar den drei Kiefersegmenten entsprechen. 3 Ursegmentpaare gehören dem Thorax und 11 Paare dem Abdomen an.

Von den genannten Somitenpaaren kommen freilich durchaus nicht immer alle zur Ausbildung, indem besonders bei höher stehenden Insekten eine grössere oder geringere Zahl von ihnen dauernd unentwickelt bleibt.

Bei allen bisher untersuchten Orthopteren und auch bei *Forficula* ist das Ursegmentpaar des Antennensegmentes deutlich ausgebildet und pflegt sogar von auffallender Grösse zu sein. Es entsendet einen Mesodermstrang in die Antennen hinein. Bei höheren Insekten, z. B. *Hydrophilus* nach Heider (89), wird dieses Ursegmentpaar vermisst.

Das Cölomsäckchenpaar des Vorkiefersegmentes kommt bei den pterygoten Insekten anscheinend überhaupt immer nur in ganz rudimentärer Weise zur Anlage. Nach Carrière (90) enthält das erwähnte Segment nur „wenig Mesoderm“. Nach Wheeler (93) ist das betreffende Ursegmentpaar von *Xiphidium* „very small and indistinct and disappears very early“. Eine deutliche und weite Ursegmenthöhle ist sogar noch in keinem Falle beschrieben worden. Möglicherweise würde aber eine solche bei den Poduriden zu finden sein, sofern sich die von Wheeler (93) für Anurida gemachte Angabe bestätigt, dass das Vorkiefersegment hier ein Extremitätenpaar trägt.

Bei den von mir beschriebenen Orthopteren (Blattiden, Grylliden) zeigte sich das Ursegmentpaar im Vorkiefersegment nur als paarige Mesodermanhäufung.

Besser war es bei *Forficula* erhalten, wo die epitheliale Anordnung der Mesodermzellen eine unverkennbare ist.

Auch im 11. Abdominalsegment fehlt das Ursegmentpaar in den meisten Fällen. Nur bei Blattiden ist sein Vorhandensein von Cholodkowsky (91) und mir angegeben worden. Die Mitteilung von Graber (90), dass *Hydrophilus* in dem betreffenden Segment ebenfalls noch ein, allerdings kleineres, Ursegmentpaar besitze, ist vorläufig noch nicht genügend gesichert und befindet sich in Widerspruch mit den genauen Beobachtungen von Heider (89).

In der zwischen dem Vorkiefersegment und dem 11. Abdominalsegment befindlichen Körperpartie pflegen die Ursegmente in der Regel (bei Orthopteren immer) wohl entwickelt zu sein. Doch können auch einzelne derselben fehlen, wie z. B. bei *Hydrophilus* das dem Mandibularsegment zugehörende Paar.

Im extremen Fall endlich kann die ganze Ursegmentbildung vollständig unterbleiben, wie bei den Musciden, wo, wie wir durch Graber (89) wissen, ein Cölom überhaupt nicht mehr zur Ausbildung gelangt.

Ob und wie weit das Mesoderm im primären Kopfsegment oder im Analsegment auch einem oder gar mehreren Ursegmentpaaren entspricht, kann bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse nicht entschieden werden.

Wie jedem Körpersegment ein Cölomsäckchenpaar zukommt, so besitzt es auch ursprünglich ein Extremitätenpaar. Ein einfaches Verhalten besteht nun darin, dass die Somite in die Extremitäten eindringen, und zwar ist dies vermutlich bei sämmtlichen Orthopteren der Fall. Ich führe als Belege an:

Oecanthus nach Ayers (84),
Gryllotalpa nach Korotneff (85),
Mantis und *Stenobothrus* nach Graber (90),

1) In ähnlicher Weise hatte auch schon Heider (89) die Ursegmenthöhlen von *Hydrophilus* auf die bei der Anlage des Mesoderms entstandene mediane Längsrinne zurückgeführt, ein Ergebnis, welches indessen späterhin durch weitere Untersuchungen von Graber (90) nicht bestätigt werden konnte.

Phyllodromia nach Cholodkowsky (89, 91),
Xiphidium nach Wheeler (93),
Periplaneta, *Ectobia*, *Gryllus* nach eigenen Beobachtungen.

In allen diesen Fällen kann man an dem ausgebildeten Ursegment zwei Abschnitte unterscheiden, von denen der eine oder ventrale der Extremität angehört, der andere oder dorsale sich im eigentlichen Embryonalkörper selbst befindet. Diese beiden Abschnitte sollen nach Graber (90) bei *Stenobothrus* zwei scharf voneinander abgesetzte Kammern darstellen, bei den von mir untersuchten Blattiden und Grylliden gehen sie dagegen immer ohne jede bestimmte Grenze ineinander über.

Bei den höher stehenden Insekten (Coleopteren, Hymenopteren, Lepidopteren etc.) erstrecken sich die Ursegmenthöhlen nicht mehr bis in die Extremitäten, und dem entsprechend ist dann auch das Cölom in geringerer Ausdehnung entwickelt. Nur ein Teil der Mesodermzellen ordnet sich hier noch in epithelialer Weise an, und zwar entspricht, wie Graber (90) dies zuerst mit Recht hervorhob, der von letzteren umkleidete, mehr lateral befindliche Ursegmentteil dem vorhin erwähnten dorsalen Ursegmentabschnitt der Orthopteren.

Der ventrale Ursegmentabschnitt der Orthopteren ist hingegen bei höheren Insekten verloren gegangen oder doch wenigstens zu einem, mehr medialwärts befindlichen, mesenchymartigen Gewebe geworden.

Bei *Forficula* reicht das Cölom zwar noch in die Extremitäten hinein, gleichwohl sind aber die Ursegmente hier schmal und verhältnismässig wenig entwickelt, wenn wir die weiten, sackförmigen Somite der Orthopteren zum Vergleich heranziehen. Schon ein Teil des medioventralen Ursegmentlumens ist bei *Forficula* unterdrückt, indem das Cölom nicht mehr in die ventralen Muskelplatten hineinreicht, welche von Anfang an solide Bildungen sind.

Forficula stellt somit in dieser Beziehung gewissermassen eine Uebergangsstufe von den Orthopteren zu den Coleopteren dar.

Selbst bei den Orthopteren ist es übrigens auch noch nicht die gesammte Mesodermschicht, welche in die epitheliale Bekleidung der Ursegmenthöhlen übergeht, sondern es bleiben zwischen den beiderseitigen Ursegmentreihen in der Medianlinie immer noch Mesodermelemente zurück, aus denen später die Blutzellen hervorgehen.

Das beschriebene Verhalten bei den Orthopteren wird voraussichtlich als das ursprünglichere betrachtet werden dürfen, denn es lehnt sich ganz an die Verhältnisse bei Myriopoden und bei *Peripatus* an, wo gleichfalls weite, sackförmige Somite zur Ausbildung gelangen, welche in die Extremitäten hineinreichen.

Besonders bei *Peripatus* erscheint nach v. Kennel (88) und Sedgwick (85—88) die auch für Orthopteren hervorgehobene Trennung in einen dorsalen und ventralen Ursegmentanteil deutlich ausgeprägt. Inwieweit in letzterer Beziehung zwischen *Peripatus* und den genannten Insekten eine wirkliche Homologie vorliegt, oder inwieweit die gleichartige Entwickelung der Cölomsäckchen nur auf einer Konvergenzerscheinung beruht, auf welche Möglichkeit besonders Graber (90) hingewiesen, dürfte vor der Hand natürlich schwer zu bestimmen sein.

Unter den bisherigen, noch weiter gehenden Versuchen, die Ursegmente der Insekten mit denen des *Peripatus* in Uebereinstimmung zu setzen, verdienen diejenigen von Cholodkowsky (91) zur Zeit die meiste Beachtung.

Es hat dieser Autor in einer grösseren Arbeit den Nachweis zu führen sich bemüht, dass die Differenzirung der Ursegmente von *Phyllodromia* in ganz derselben Weise sich vollzieht, in welcher sie auch von v. Kennel (88) bei *Peripatus Edwardsi* beschrieben wurde.

Da eine solche Uebereinstimmung wohl mit vollem Recht ein grösseres Interesse beanspruchen würde, so glaube ich hier die Ergebnisse von Cholodkowsky nicht unerwähnt lassen zu dürfen.

Bei *Phyllodromia* bilden sich dem genannten Forscher zufolge in einem bestimmten Entwickelungsstadium — nachdem die Somitenwände bereits mehrschichtig geworden sind — von den Wandungen der Ursegmente ausgehende Vorsprünge, die in das Cölom hineinwachsen.

Es sind zwei solcher Vorsprünge zu unterscheiden, einer, welcher an der dorsalen Seite entsteht,

und ein weiterer, der an der medialen Seite sich bildet. Beide wachsen gegeneinander hin und zerlegen die Höhle des Ursegmentes in 3 Abschnitte, welche als medialer, lateraler und dorsaler bezeichnet werden. Aus dem dorsalen geht nach CHOLODKOWSKY das Hautfaser- und Darmmuskelblatt hervor, der laterale Abschnitt dringt in die Extremitätenhöhle ein und geht zu Grunde, und auch der mediale hört bald zu existiren auf.

Diese Dreiteilung ist es nun, welcher von CHOLODKOWSKY (91) eine sehr grosse Wichtigkeit beigemessen wird und die als Rekapitulation eines bei *Peripatus* vorhandenen Entwickelungsstadiums angesehen wird.

Bei *Peripatus* tritt ja bekanntlich nach v. KENNEL (88) eine deutliche Gliederung der Leibeshöhle in drei distinkte Abschnitte ein. Darauf fussend, ist von CHOLODKOWSKY die Ansicht ausgesprochen worden, dass man es hier nicht mit Analogien, sondern vermutlich mit Homologien zu thun habe, indem bei *Phyllodromia* „der mediale Abschnitt der Somitenhöhle aller Wahrscheinlichkeit nach dem Segmentaltrichter von *Peripatus* homolog“ ist.

Ausser diesem somit begründeten morphologischen Vergleich wird gleichzeitig noch auf eine eventuelle weitere physiologische Parallele aufmerksam gemacht. Es weist CHOLODKOWSKY darauf hin, dass bei den Insekten die Pericardialzellen, für deren exkretorische Funktionen sich manche Forscher ausgesprochen haben, möglicherweise gerade aus dem angenommenen Trichterteile des Ursegmentes sich entwickeln dürften.

Für die mutmassliche Abstammung der Insekten von *Peripatus*- resp. Anneliden-artigen Vorfahren würde hiermit natürlich eine sehr wesentliche Stütze gefunden sein.

Bei Gelegenheit einer früheren Untersuchung über die Entwickelung (des Mesoderms) und der Geschlechtsorgane von *Phyllodromia* hatte ich von der eben beschriebenen Dreiteilung nichts bemerken können. Aber auch jetzt, nachdem *Periplaneta* zum Vergleich herangezogen wurde, welche wegen der Grösse ihrer Ursegmente bei weitem besser zur Prüfung dieser Frage geeignet ist, kann ich weder in der Deutung der thatsächlichen Verhältnisse noch in den theoretischen Anschauungen CHOLODKOWSKY zustimmen.

Bereits an anderer Stelle wies ich schon kurz darauf hin (92), dass die angebliche Dreiteilung der Ursegmente von *Phyllodromia* — welche übrigens CHOLODKOWSKY auch nur in einer Anzahl der abdominalen und thoracalen Segmente beobachten konnte — in Wirklichkeit keineswegs als echte Gliederung aufgefasst werden darf. Die scheinbare Teilung wird vielmehr lediglich durch das Einwuchern des Fettkörpergewebes veranlasst, das besonders an der medialen Seite der Ursegmentwände zur Anlage kommt. Durch dasselbe wird ein Teil des Cöloms ausgefüllt und letzteres auf einen dorsalen und ventralen Abschnitt beschränkt, Abschnitte, die übrigens schon sehr viel früher unterschieden werden konnten.

Der „mediale“ Ursegmentabschnitt, den CHOLODKOWSKY beschrieb, ist ein Fettkörperkomplex. Recht deutlich zeigt sich letzteres in der von ihm gegebenen Fig. 52, und es geht dies auch noch weiter schon zum Teil aus seiner Beschreibung selbst hervor, in welcher die ausserordentlich frühzeitige Rückbildung der medialen Ursegmentabschnitte und ihre Verwandelung in Fettkörpergewebe hervorgehoben wird.

Hinzufügen kann ich noch, dass eine Dreiteilung der Ursegmente ebensowenig wie von mir bei Blattiden, Grillen und *Forficula*, von einem anderen Beobachter bei den übrigen Orthopteren aufgefunden worden ist.

Es wird allerdings von CHOLODKOWSKY (91) auf eine von GRABER (90) gegebene Abbildung eines Querschnittes von *Stenobothrus* aufmerksam gemacht, die eine ebensolche Dreiteilung erkennen lassen soll. GRABER hat aber selbst bei *Stenobothrus* und *Mantis* nur von einer Teilung in zwei übereinander liegende Kammern (dorsale und ventrale) gesprochen, somit von den beiden Abschnitten, welche ich gleichfalls bei *Phyllodromia* unterschieden hatte.

Erst in seiner letzten Arbeit erwähnt GRABER (91) — vielleicht beeinflusst durch die inzwischen erschienene vorläufige Mitteilung von CHOLODKOWSKY (90) — nun thatsächlich eine Gliederung der Ursegmente von *Stenobothrus* in drei Abschnitte. Er giebt in seiner Fig. 88 einen Querschnitt durch die Mitte des Abdomens, an welchem die betreffenden Verhältnisse klar zu ersehen sind.

Unglücklicherweise ist aber der medioventrale Abschnitt, den GRABER beschrieben, kein eigentlicher

Teil der Ursegmenthöhle, wie es bei dem entsprechenden Abschnitt nach CHOLODKOWSKY der Fall sein soll, sondern er stellt nur ein nach aussen gerichtetes Divertikel dar. Letzteres ist aber nichts anderes als das von mir auch bei *Gryllus* beschriebene Urdarmdivertikel (Fig. 78 *dvlm*), aus welchem die ventrale Längsmuskulatur hervorgeht.

Selbst begeisterte Anhänger von gewagten Homologisirungen dürften jedoch einige Bedenken tragen, die ventralen Längsmuskeln der Insekten von modificirten Wurmnephridien herzuleiten!

Auch die weitere von CHOLODKOWSKY ausgesprochene Vermutung, dass die Pericardialzellen aus den medioventralen Ursegmentabschnitten hervorgehen könnten und deswegen also als Ueberbleibsel eines Segmentaltrichters von *Peripatus*-ähnlichen Vorfahren betrachtet werden müssten, hat sich nach meinen Untersuchungen nicht als haltbar erwiesen.

Die erwähnten Pericardialzellen entstammen vielmehr in allen Fällen dem lateralen Abschnitt der somatischen Wand.

Eine Dreiteilung der Ursegmente, wie sie von KENNEL bei *Peripatus Edwardsi* beschrieb, ist somit bei den Insekten bisher noch in keinem Falle nachgewiesen worden.

III. Zusammenfassende Uebersicht über die wichtigsten mesodermalen Organe.

1. Die Muskulatur zur Körperbewegung.

Hinsichtlich der Anlage der Körpermuskulatur stimmen alle Beobachter darin überein, dass sie von der somatischen, dem Ektoderm anliegenden Wandschicht der Ursegmente abzuleiten sei.

Genauere Mitteilungen über ihre Entstehung sowie über die Sonderung der einzelnen Muskelgruppen fehlten jedoch bisher.

Es mag hier daher nochmals kurz auf die beiden hauptsächlichen Modificationen hingewiesen werden, nach welchen sich, wie wir oben sahen, die Muskelbildung bei den Insekten vollziehen kann.

Bei den weiten, sackförmigen Cölomsäcken der Orthopteren, z. B. von Blattiden, von *Gryllus* und, wie aus einer Zeichnung von GRABER (91, Taf. VI, Fig. 88) ersichtlich ist, auch von manchen Acridiern (*Stenobothrus*), entstehen die Muskeln als sackförmige Ausstülpungen der Ursegmente.

Dieselben schnüren sich ab und stellen röhrenförmige Muskelanlagen dar, in welchen erst früher oder später das Cölom verloren geht.

Sind dagegen, wie besonders bei höher stehenden Insekten, die Ursegmenthöhlen schmal und wenig entwickelt, so bilden sich die Muskeln durch Auswandern einzelner isolirter Zellen aus der epithelialen Ursegmentwand (*Forficula*), oder sie gehen endlich direkt aus Teilen des mesenchymartigen Gewebes hervor, welches hauptsächlich bei Coleopteren, Hymenopteren, Dipteren u. a. an die Stelle von Ursegmentabschnitten niederer Formen getreten ist.

Wir können unterscheiden zwischen einer Muskulatur des Stammes und einer solchen der Extremitäten.

Die Stammes- oder Rumpfmuskulatur besteht im wesentlichen aus zwei Systemen von Muskeln, welche am einfachsten und übersichtlichsten an dem gliedmassenlosen Abdominalteil ausgebildet sind [1]).

Wir treffen dort einmal ein System von longitudinal verlaufenden, segmental angeordneten Muskeln an. Dieselben treten besonders an der Ventralseite hervor, wo sie zu den Seiten des Bauchmarkes sich hinziehen und die sog. ventralen Längsmuskeln darstellen. Sie finden sich ferner im Pericardialraum als dorsale Längsmuskeln und werden endlich auch in den Seitenteilen des Körpers nicht vermisst.

Diese Muskelgruppen dienen dazu, die Chitinspangen in der Längsrichtung des Körpers ineinander zu schieben.

---

1) Ich bin weit davon entfernt, eine eingehende Beschreibung der zahlreichen verschiedenen Muskelgruppen zu geben, es soll hier nur einmal die Entstehung der Muskeln in ihren allgemeinsten Grundzügen behandelt werden, was bisher in entwickelungsgeschichtlichen Arbeiten stets vernachlässigt ist.

Ferner zeigt sich ein System von transversalen Muskeln ausgebildet, welches als dorsoventrale, gleichfalls streng metamer angeordnete Muskelzüge die Bauch- und Rückenspangen miteinander verbindet. Es haben diese Muskeln im Abdominalteil die Aufgabe, den Körper in dorsoventraler Richtung zusammenzuschnüren, sie stellen somit eine Art Kompressorium dar, welches für die Atmung von wesentlichster Bedeutung ist. Im Thorax gewinnen diese Muskeln zum Teil Ansatzpunkte an den Beinen resp. an den Flügeln.

Diese dorsoventralen Muskeln habe ich bei den von mir untersuchten Insektenembryonen am schönsten bei *Gryllus* ausgeprägt gefunden, wo jedem Abdominalsegment zwei hintereinander liegende Paare solcher Muskelzüge zukommen (Fig 88 *dvm*).

Mit alleiniger Ausnahme der ventralen Längsmuskelzüge verdanken alle genannten Muskeln den lateralen Abschnitten der somatischen Ursegmentwände ihren Ursprung.

Die ventralen Längsmuskeln entstehen dagegen ganz selbständig an den medioventralen Ursegmentenden, dort, wo somatische und viscerale Wand aneinander stossen. Sie sind stets die ersten Muskeln, welche zur Differenzirung gelangen, und gehen bei Orthopteren aus besonderen Cölomdivertikeln hervor, an deren Stelle sich bei *Forficula* die soliden ventralen Muskelplatten vorfinden.

Die letztgenannten Teile liefern nicht allein Längsmuskelzüge, sondern an den intersegmentalen Abschnitten auch quere, von rechts nach links gehende Fibrillenzüge (Transversalmuskeln).

Dieselben sind es, welche zu der allgemein verbreiteten Annahme Veranlassung gegeben haben, dass bei den Insekten ein kontinuirliches, das Bauchmark überbrückendes „Bauchdiaphragma“ vorhanden sei. Letzterem pflegt sogar in allen Handbüchern, die sich mit der Anatomie der Insekten beschäftigen, stets eine grössere Wichtigkeit beigemessen zu werden, und zwar im Hinblick auf die wesentliche Rolle, welche es bei der Cirkulation des Blutes angeblich spielen soll.

Selbst in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht hat das „Bauchdiaphragma“ der Insekten schon eine gewisse Verwirrung gestiftet, indem von manchen Autoren seine ektodermale Natur angegeben ist, womit es denn freilich ganz als ein Gebilde sui generis betrachtet werden müsste.

Das angebliche Bauchdiaphragma ist bei den von mir untersuchten Insekten keineswegs eine einheitliche Membran und kann deshalb auch nicht die ihm von Graber (76) beigemessene Bedeutung (als Antagonist des Pericardialseptums) haben. Es besteht dasselbe aus den erwähnten, intersegmental angeordneten transversalen Muskelzügen, welche in der Medianlinie später einen Ansatzpunkt an den zwischen die Längskommissuren des Bauchmarkes sich einsenkenden Hypodermiseinstülpungen gewinnen.

Wenn nach Abschluss der Embryonalentwickelung oder schon gegen Ende derselben diese Hypodermiseinstülpungen im Abdomen wieder verstreichen, so bilden sich auch die betreffenden Muskelzüge dort wieder zurück (*Forficula*, Blattiden), oder aber letztere erhalten sich zeitlebens wie bei den Grillen (und Acridiern) als metamer sich wiederholende, je die vordere Partie eines Bauchmarksganglions überbrückende Faserzüge (Fig. 88 *vtrm*).

Im Thorax kommen innerhalb der intersegmentalen Hypodermiseinstülpungen bekanntlich Endoskeletstücke, die sog. Apophysen, zur Entwickelung. Es bleiben daher auch in diesem Körperteil die Transversalmuskeln immer dauernd erhalten. Sie gewinnen hier einen Insertionspunkt an der Apophyse, während ihr anderes Ende sich an den Basalteil der Extremität anheftet.

Die Extremitätenmuskulatur entsteht bei den Orthopteren und Dermapteren aus den in den Gliedmassen befindlichen (ventralen) Ursegmentabschnitten. Besonders deutlich zeigt sich bei *Gryllus* und den Blattiden die Gliederung dieser Abschnitte in zwei differente Säcke, welche zu den Beuge- und Streckmuskeln werden (Fig. 78).

Bei den höher stehenden Insekten bildet sich die Gliedmassenmuskulatur aus dem in den Beinanlagen vorhandenen undifferenzirten Mesodermgewebe.

Die in die rudimentären abdominalen Extremitätenanlagen eingedrungenen Cölomabschnitte resp. Mesodermelemente werden zu einem mesenchymartigen (Fettkörper-)Gewebe, das nach Rückbildung der abdominalen Gliedmassen nicht mehr als selbständiger Abschnitt nachgewiesen werden kann.

2. Die Darmmuskulatur.

Die den Mitteldarm umgebende Muskelschicht entsteht, wie dies schon früher bekannt war, aus den visceralen, dem Dotter anliegenden Ursegmentwänden.

Es ist hervorzuheben, dass dieselbe bei den hier untersuchten Insekten ausschliesslich aus den dorsolateralen Abschnitten dieser Wände hervorgeht, und auch wieder durch Abfaltung (*Forficula*) oder durch Auswandern einzelner Zellen (*Phyllodromia*) gebildet werden kann.

Die stets in den Seitenteilen des Keimstreifens zur Anlage kommenden splanchnischen Muskelschichten wachsen nach der Medianlinie gegeneinander hin und verschmelzen dort in der Regel zuerst vorn und hinten, zuletzt in der Mitte des Körpers.

Die Muskulatur von Vorder- und Enddarm entsteht grösstenteils unabhängig von den Cölomsäcken, aus den im primären Kopfsegment und Analsegment befindlichen Mesodermelementen.

3. Das Gefässsystem.

a) Die Anlage von Rückengefäss, Aorta und Pericardialseptum.

Die Entwickelung des Rückengefässes (Herzens) und Rückendiaphragmas vollzieht sich bei den Insekten in ziemlich übereinstimmender Weise.

Es hat Korotneff (83, 85) das Verdienst, zum ersten Male die Entstehung dieser Gebilde bei *Gryllotalpa* richtig erkannt und klar dargelegt zu haben. Weitere Untersuchungen von Grassi (84), Heider (89), Wheeler (89) u. a. haben ergeben, dass die Bildung des Herzens bei zahlreichen anderen Insekten in derselben oder doch in einer ganz ähnlichen Weise sich abspielt, wie bei *Gryllotalpa*.

Wie dies nicht anders zu erwarten war, geht bei den von mir untersuchten Insekten die Anlage des Herzens ebenfalls nach dem schon bekannten Typus vor sich.

Es entstehen zunächst die Cardioblasten durch Auswandern oder durch Abfaltung (*Forficula*, Fig. 30 *cbl*) aus den dorsolateralen Enden der Ursegmente. Dies findet jederseits in der ganzen Länge des Keimstreifens statt. Die Cardioblasten gewinnen hierauf eine beträchtliche Grösse und krümmen sich in der Art halbmondförmig ein, dass ihre konvexe Seite dem Ektoderm (resp. dem Amnion) zugekehrt ist, während sich zwischen ihrer konkaven Seite und dem Dotter ein mit Blutflüssigkeit gefüllter Raum bildet (Fig. 35, 84 *Blk*). Letzterer wird dann auch medialwärts gegen den Dotter entweder durch die splanchnische Mesodermschicht (wie bei *Forficula*) oder zum Teil direkt durch das Mitteldarmepithel (wie bei *Gryllus* und Blattiden) abgegrenzt.

Die mit Blutflüssigkeit gefüllten Räume stellen die sog. lateralen Blutlakunen dar, welche sich rechts und links durch den ganzen Körper erstrecken und welche, wie schon Dohrn (76) und Korotneff (85) bei *Gryllotalpa* beobachteten, bereits pulsiren. Die Blutlakunen zeigen sich am stärksten bei den Grillen (*Gryllotalpa, Gryllus*) und, nach Zeichnungen von Graber (91) zu urteilen, auch bei *Stenobothrus* (Acridiern) entwickelt, weniger bei Blattiden, *Forficula* und den bislang beschriebenen Embryonen von Coleopteren.

Die beiderseitigen Blutlakunen vereinigen sich in der dorsalen Medianlinie, und zwar bei den von mir untersuchten Insekten immer in der Richtung von hinten nach vorn. Die Herzwand wird nur von den Cardioblasten gebildet.

Ueber die Entwickelung der Aorta lagen bisher noch keine Angaben vor. Ich habe ihre Entstehung bei *Forficula* untersucht und genauer beschrieben. Es geht dieselbe nicht aus Cardioblasten hervor, sondern sie wird von den medialen Wänden der beiderseitigen Antennensomite gebildet (Fig. XX—XXII).

Das Rückengefäss befindet sich im ausgebildeten Zustande in einem besonderen Raum der Leibeshöhle, welcher von den übrigen Abschnitten derselben durch das Pericardial- oder Rückendiaphragma abgetrennt ist. Dieses verdankt den dorsolateralen Abschnitten der somatischen Ursegmentwände seinen Ursprung. Auf beiden Körperseiten rücken die betreffenden Abschnitte im Anschluss an die

Cardioblasten nach der dorsalen Mittellinie empor (Fig. 35 *pers*), wo sie sich unterhalb des Herzrohres vereinigen. Das Pericardialseptum wird später muskulös und stellt die bekannte Flügelmuskulatur dar (Fig. 88 *pers*).

Auf die in diesen Teilen bei *Forficula* befindlichen paracardialen Zellenstränge soll weiter unten eingegangen werden.

b) Die Entstehung der Blutzellen.

Wenn die bisherigen Untersuchungen hinsichtlich der Bildung des Herzens im wesentlichen zu übereinstimmenden Ergebnissen geführt hatten, so herrscht noch eine um so grössere Meinungsverschiedenheit betreffs der Herkunft der Blutzellen.

Dohrn (76) hat die Ansicht geäussert, dass bei *Bombyx mori* die Blutzellen wie das Bindegewebe aus Zellen hervorgehen, welche innerhalb des Dotters sich bilden.

Auch nach Will (88) entstehen die zelligen Elemente des Blutes bei *Aphis* „sowohl innerhalb des Herzens als auch frei in der Leibeshöhle“ aus den entodermalen Dotterzellen.

Nach Ayers (84) sind es bei *Oecanthus* die Zellen der Serosa, welche zu den Blutkörperchen werden.

Korotneff (83, 85) leitet diese letzteren bei *Gryllotalpa* von Mesodermzellen ab: „unterhalb des Nervensystems, wo die beiden Hälften des Myoblastes zusammenstossen, werden dessen Elemente locker, lösen sich voneinander und bilden Blutkörperchen“.

Nach Patten (84) werden die Blutzellen allerdings auch von freien Mesodermzellen gebildet, sie entstehen aber nicht an der Stelle, welche Korotneff angab, sondern vielmehr dort, wo somatische und splanchnische Mesodermschicht aneinander stossen.

Wheeler (89) kam bei *Phyllodromia* zu dem Ergebnis, dass aus der mesodermalen Herzwand Zellen sich loslösen, welche in das Innere eindringen und wahrscheinlich zu Blutkörperchen werden. Später (92) ist von ihm die Ansicht ausgesprochen worden, dass die Blutkörperchen vermutlich aus undifferenzirtem Mesodermgewebe hervorgehen.

Cholodkowsky (91) zufolge lässt sich bei *Phyllodromia* der Ursprung der Blutzellen nicht mit Sicherheit bestimmen. Er hält es aber für das Wahrscheinlichste, dass sie nicht Derivate der Herzwand sind, auch nicht zu wandernden Mesodermzellen gehören, sondern aus gewissen sog. kleinen Dotterzellen hervorgehen. Hiermit nähert er sich also wieder vollständig den Anschauungen von Dohrn und Will.

Endlich sind auch schon ektodermale Ursprungsquellen für die Blutzellen beschrieben worden. Nach Schäffer (89) sind nämlich bei Raupen als blutbildende Herde einmal der Fettkörper und ferner die Tracheenmatrix aufzufassen. Bei den Larven von *Musca* gehen sogar die Blutkörperchen aus den Hypodermiszellen hervor.

Auf Grund meiner eigenen Untersuchungen kann ich im wesentlichen die von Korotneff gemachten Angaben bestätigen. Bei *Forficula*, sowie bei den hier betrachteten Blattiden und Grylliden sind die Blutkörperchen mesodermaler Abkunft. Sie entstehen aus Mesodermzellen, welche nicht bei der Bildung der Ursegmente sich beteiligt hatten, sondern zwischen diesen in der Medianlinie des Körpers ihren Platz beibehielten.

Forficula ist ein besonders geeignetes Objekt, um den Verbleib dieser (Blut-)Zellen festzustellen. Die betreffenden Zellen gewinnen eine bedeutendere Grösse, sobald der Keimstreifen von dem Dotter sich abhebt, und befinden sich nun in dem hierdurch entstandenen ventralen Blutsinus, dem sog. Epineuralsinus (Fig. 43 u. a.). Innerhalb desselben legen sie sich oft scharenweis der Dotteroberfläche an und treten weiterhin dann in die lateralen Blutlakunen ein.

An der Identität der in den späteren Blutbahnen befindlichen Zellen mit den oben erwähnten Mesodermelementen kann gar kein Zweifel obwalten.

Ganz dieselben Verhältnisse habe ich auch bei *Gryllus* und den Blattiden angetroffen. Bei den letzteren findet sich nur der eine Unterschied, dass die Blutzellen (und zwar gilt dies hauptsächlich für *Periplaneta*) gar nicht selten in die oberflächlichen Dotterpartien eindringen.

Diese Erscheinung mag sich möglicherweise auch bei anderen Insekten finden und hat dann vielleicht zu der Ansicht mancher Autoren Veranlassung gegeben, dass die Blutkörper aus Dotterzellen ihren Ursprung nehmen.

Von einer Ablösung der Blutzellen aus der Wandung der Blutlakunen oder der Herzwand, wie dies Wheeler seiner Zeit beschrieb (89), habe ich mich nicht überzeugen können.

Es ist zu bemerken, dass meine Beobachtungen sich nur auf die Entstehung der Blutzellen im Embryonalkörper beziehen, und dass über die Resultate von Schäffer ich mir mithin hier kein Urteil erlauben will.

4. Das Fettkörpergewebe.

Die Frage nach der Entstehung des Fettkörpers bei den Insekten ist in der verschiedenartigsten Weise beantwortet worden. Einige Forscher sind für die Ableitung desselben von dem Mesoderm eingetreten, andere haben ebenso bestimmt seinen ektodermalen Ursprung behauptet, während noch andere wieder Fettkörper- oder Bindegewebszellen aus Dotterzellen resp. dem Entoderm hervorgehen lassen.

Ich kann hier davon Abstand nehmen, die ziemlich umfangreiche Litteratur aufzuführen, welche über diesen Gegenstand schon vorliegt, und zwar kann ich dies um so eher thun, als die bisherigen Angaben in den Arbeiten von Graber (91) und Wheeler (92) eine ausführliche Berücksichtigung bereits gefunden haben.

Gestützt auf eigene Beobachtungen, hatte ich selbst in einer früheren Arbeit (91) den Nachweis geführt, dass bei *Phyllodromia* der Fettkörper mesodermaler Abkunft ist. Dieses Ergebnis fand bald darauf eine erfreuliche Bestätigung durch Wheellr (92), welcher seine Untersuchungen in umfassender Weise auf eine grosse Anzahl der verschiedenartigsten Insekten ausdehnte.

Es hat Wheeler das weitere Verdienst, zum ersten Male klar darauf hingewiesen zu haben, dass mit dem eigentlichen Fettkörper gewisse in ihm befindliche und schon durch v. Wielowiejsky (86) als Oenocyten unterschiedene Zellen nicht verwechselt werden dürfen, deren ektodermaler Ursprung längst als erwiesen galt.

Wir haben somit scharf zu unterscheiden zwischen dem mesodermalen Fettkörpergewebe und den erst nachträglich in letzteres von der Hypodermis aus eindringenden Oenocyten. Niemals findet, wie ich in Uebereinstimmung mit Wheeler (92) und im Gegensatz zu Graber (91 a) hervorheben will, eine Umwandelung von Oenocyten in Fettkörperzellen (oder Blutzellen) statt.

Das Fettkörpergewebe wird bei den von mir untersuchten Insekten ungefähr zu der Zeit angelegt, wenn der Epineuralsinus zur Entwickelung gelangt. Es kann dasselbe durch Auflösung von Abschnitten sowohl der somatischen wie der visceralen Ursegmentwand gebildet werden.

Das später im Pericardialraum befindliche Fettkörpergewebe entsteht selbständig und geht aus Mesodermzellen hervor, welche aus den lateralen Teilen der somatischen Ursegmentwände auswandern.

5. Die Pericardialzellen, der paracardiale Zellenstrang und der Subösophagealkörper.

Drei anscheinend ganz verschiedene Gebilde werden hier zusammengefasst und sollen in einem Abschnitt behandelt werden. Es geschieht dies allein unter der Voraussetzung, dass alle drei in physiologischer Hinsicht dieselbe Funktion besitzen.

Vermutlich haben wir nämlich in diesen Gebilden eine Art exkretorischer Organe zu erblicken, welchen die Fähigkeit zukommt, dem Blute gewisse ihm beigemischte Stoffe zu entziehen und in ihren Zellen aufzuspeichern. Es würde ihnen anscheinend damit also gewissermassen die Aufgabe zufallen, als blutreinigende Organe zu wirken.

Wenn ich letztere Ansicht ausspreche, so geschieht dies im Hinblick auf bestimmte von Kowalevsky (89) ausgeführte experimentelle Untersuchungen.

Es konnte KOWALEVSKY den Nachweis führen, dass künstlich in den Körper eingeführte Stoffe, wie Karmin, Cochenille, Silbersalze u. s. w., regelmässig in bestimmten Teilen wieder zur Ausscheidung gelangen. Diese letzteren sind einmal die Pericardialzellen, welche sich bei den verschiedenartigsten Insekten vorfinden, und ferner ein eigentümlicher, sog. guirlandenförmiger Zellenstrang, der bei Muscidenlarven beobachtet ist. Diesen Teilen wurde deswegen von KOWALEVSKY die oben genannte Funktion zugeschrieben.

Ich glaube nun nicht fehlzugehen, wenn ich mit den Pericardialzellen einmal den Subösophagealkörper und weiter den von mir bei *Forficula* aufgefundenen paracardialen Zellenstrang in engste Verbindung bringe. Die genannten Gebilde weisen jedenfalls alle in histologischer Beziehung manche übereinstimmende Züge auf.

Stets bestehen sie aus auffallend grossen Zellen mit schwach sich färbenden Kernen, und in ihrem Plasma pflegt es gar nicht selten zu Vakuolenbildungen, sowie zu allerlei Einschlüssen zu kommen. Eine weitere Eigentümlichkeit zeigt sich darin, dass die Zellen häufig die Neigung haben, sich eng aneinander zu legen und so regelmässige Züge oder Stränge zu bilden.

a) Die Pericardialzellen.

Die Pericardialzellen wurden zum ersten Male von v. WIELOWIEJSKY (83) als besonderer Bestandteil des Fettkörpergewebes erkannt. Wie der Name besagt, finden sie sich in der Regel in der nächsten Umgebung des Rückengefässes und können wegen ihres abweichenden Aussehens leicht von den im Pericardialraum befindlichen Fettzellen unterschieden werden. Sie bleiben meist isolirt und verschmelzen nicht miteinander.

Ueber die Herkunft der Pericardialzellen liegen bisher noch keine Mitteilungen vor.

Bei den von mir untersuchten Blattiden und Grylliden sind die genannten Zellen mesodermaler Abstammung. Sie entwickeln sich aus Zellen der somatischen Ursegmentwände. Gerade wie die Cardioblasten und die Zellen des Pericardialseptums gelangen auch sie bei Umwachsung des Dotters an ihren definitiven Platz.

Bei *Forficula* erreichen die Pericardialzellen erst eine bedeutendere Grösse und ihr charakteristisches Aussehen in postembryonaler Zeit. Ueber ihre Entstehung bei Ohrwürmern kann ich daher keine bestimmten Angaben machen. Ihr verspätetes Auftreten bei letzteren hängt vielleicht zusammen mit der Entwickelung der paracardialen Zellenstränge, die gerade während der Embryonalentwickelung von *Forficula* sehr stark ausgebildet sind.

b) Der paracardiale Zellenstrang.

Die Bezeichnung „paracardialer Zellenstrang" habe ich für ein Gebilde vorgeschlagen, welches ich paarig ausgebildet und in streng segmentaler Anordnung zu den Seiten des Rückengefässes von *Forficula* angetroffen habe, wo es sich zwischen den Flügelmuskeln des Herzens im Pericardialseptum vorfindet.

Die Zellen des paracardialen Stranges lenken bereits in früher embryonaler Zeit, und zwar schon vor der Umrollung des Keimstreifens, durch ihre Grösse und helle Färbung die Aufmerksamkeit auf sich. Sie entstehen in der Mitte der einzelnen Körpersegmente aus Zellen der dorsalen Teile der somatischen Ursegmentwände und behalten ihre erwähnten Eigentümlichkeiten während der ganzen Embryonalentwickelung bei.

Mit dem paracardialen Zellenstrang von *Forficula* glaube ich am ehesten den sogenannten „guirlandenförmigen Zellenstrang" vergleichen zu dürfen.

Unter letzterem Namen hat WEISMANN (64) gewisse Zellenstränge beschrieben, die in regelmässiger Anordnung das Rückengefäss von Muscidenlarven begleiten. Es stellen dieselben embryonale und larvale Bildungen dar, welche bei der Metamorphose der Fliege zu Grunde gehen. Die physiologische

Gleichwertigkeit des guirlandenförmigen Zellenstranges mit den Pericardialzellen ist von KOWALEVSKY (86) erwiesen worden.

Gerade wie der guirlandenförmige Zellenstrang, so ist auch der paracardiale von *Forficula* besonders in embryonaler und larvaler Zeit entwickelt, tritt dagegen beim erwachsenen Insekt, obwohl noch vorhanden, bei weitem nicht mehr so deutlich hervor. Auch bei *Forficula* stimmt die histologische Struktur der Zellen des paracardialen Stranges mit der der Pericardialzellen überein. Es dürfte daher wohl der oben genannte Vergleich zwischen den guirlandenförmigen Zellensträngen der Muscidenlarven und den paracardialen von *Forficula* nicht unberechtigt sein.

Bei Blattiden und Grylliden fehlt der paracardiale Zellenstrang, und entsprechende Bildungen sind meines Wissens auch bei anderen Insekten bisher noch nicht beobachtet worden.

c) Der Subösophagealkörper.

Als „suboesophageal body" hat WHEELER (92, 93) ein Gebilde bezeichnet, das bei *Xiphidium* und *Blatta* im Vorkiefersegment unmittelbar hinter dem Oesophagus sich befindet. Es stellt einen Komplex von auffallend grossen Zellen dar, in denen später Vakuolen auftreten, und welche miteinander verschmelzen. Der Subösophagealkörper ist gleichfalls ein embryonales und larvales Organ, indem er beim ausgebildeten Tier gänzlich fehlt. Sein Ursprung konnte von WHEELER nicht völlig klargelegt werden.

Ich habe den Subösophagealkörper ausser bei *Phyllodromia* noch bei *Gryllus, Gryllotalpa, Periplaneta* und *Ectobia* beobachtet.

Er ist ferner bei *Mantis* vorhanden, wo ihn GRABER (90) in seinen Figuren 145 und 146 der Taf. XII deutlich abgebildet, aber irrtümlich für die vordere Entodermanlage gehalten hat. Endlich fehlt er auch nicht den Acrididen. Es hebt wenigstens GRABER (91) hervor, dass an der Hinterwand des Stomadäums von *Stenobothrus* sich ein isolirtes Zellenlager befinde, „dessen Elemente sich vor den übrigen schon durch ihre Grösse und ihre kugelige Form auszeichnen".

Hiernach zu urteilen, dürfte der Subösophagealkörper bei den Orthopterenembryonen ein weit verbreitetes Organ darstellen.

Aber auch bei anderen Insektengruppen wird er nicht gänzlich vermisst. Nach einigen Beobachtungen von WHEELER (93) an den Embryonen von *Zaitha fluminea* kommt er auch Vertretern von Rhynchoten zu.

Bei *Forficula* fehlt der Subösophagealkörper. Er ist dort vielleicht wegen des Vorhandenseins der mächtig entwickelten paracardialen Zellenstränge überflüssig.

Die paarige Anlage des Subösophagealkörpers aus den rudimentären Cölomsäckchen des Vorkiefersegmentes (welche auch WHEELER vermutete) konnte ich mit Sicherheit nachweisen.

Da das Vorkiefersegment möglicherweise dem zweiten Antennensegment der Crustaceen entspricht, so glaubte WHEELER auf eine mögliche Homologie des Subösophagealkörpers mit der grünen Drüse der Crustaceen hindeuten zu können und war daher, unter der Voraussetzung, dass der Subösophagealkörper auch wirklich mesodermaler Abkunft sei, geneigt, ihn für ein modifizirtes Nephridienpaar zu halten.

Für eine solche Hypothese, welche natürlich gegenwärtig noch ganz in der Luft schwebt, wird sich ein Beweismittel überhaupt wohl ziemlich schwer erbringen lassen, wenigstens kann als solches die einstweilen noch äusserst fragliche Uebereinstimmung in der Segmentirung der Insekten und Crustaceen wohl kaum hereingezogen werden.

Mir scheint, dass der Subösophagealkörper eher in physiologischer Hinsicht den paracardialen Zellensträngen resp. den Pericardialzellen entsprechen dürfte, mit welchen Gebilden er auch histologisch viel Aehnlichkeit besitzt.

Diese Organe lassen sich nun freilich, wie wir oben sahen, auf Grund ihrer andersartigen Entstehungsweise (aus anderen Ursegmentabschnitten) nicht gut auf modifizirte Anneliden- oder *Peripatus*-nephridien zurückführen. Es liegt aber auch gar kein Grund vor, weshalb derartige Organe nicht ebenso gut selbständig zur Entwickelung gelangt sein können.

Der Subösophagealkörper ersetzt vermutlich die im Kopfteil fehlenden Pericardialzellen und hat wie diese die Aufgabe, das Blut von bestimmten ihm beigemischten Stoffen zu befreien, oder hat beim Stoffwechsel wenigstens irgend eine ähnliche, noch nicht genauer gekannte Funktion zu erfüllen. Er führt diese Aufgabe während der embryonalen und auch zum Teil noch während der larvalen Entwickelungsperiode aus, d. h. zu einer Zeit, in welcher die Bildungs- und Entwickelungsvorgänge im Kopf besonders lebhafte sind, und in der somit auch der Stoffwechsel daselbst ein besonders reger sein wird.

Das von Wheeler (93) beschriebene Verhalten, wonach sich später die Zellen des Subösophagealkörpers der Speicheldrüsen anlegen, habe auch ich an älteren Embryonen, sowie an Larven von *Gryllus* und Blattiden beobachtet.

Diese Lagerung wird vielleicht erklärlich, wenn wir uns vergegenwärtigen, dass gerade die Speicheldrüsen es sind, welche in hervorragendem Masse auf die sie umspülende Blutflüssigkeit angewiesen sind, mit der sie stets in innigem Kontakte sich befinden.

Kapitel V.

Die Dotterzellen und die im Dotter enthaltenen Elemente.

I. Die Dotterzellen.

A. Eigene Beobachtungen.

1. *Forficula.*

Die Entstehung der Dotterzellen wurde bereits in dem die Anlage des Keimstreifens behandelnden Abschnitt geschildert, ich habe jetzt nur noch auf die weitere Entwickelung und den endgültigen Verbleib dieser Zellen einzugehen.

Schon zur Zeit, wenn die Einwanderung der Paracyten vor sich geht, gewinnen die Dotterzellen bei *Forficula* einen beträchtlicheren Umfang, und namentlich ihre Kerne erlangen schnell die doppelte oder mehrfache Grösse der Kerne von sämmtlichen übrigen Körperzellen (Fig. 4). Besonders auffallend ist bei den Dotterkernen auch der verhältnismässig sehr grosse und lichtbrechende Nucleolus. Eine Verwechselung der Dotterzellen mit den Zellen des Keimstreifens ist auf Grund der genannten Eigenschaften schon von den frühesten Stadien an vollständig ausgeschlossen.

Hierzu kommt aber noch ein weiterer Umstand. Im Gegensatz zu allen Körperzellen (ausgenommen sind die Zellen der Serosa) vermissen wir nämlich bei der Vermehrung der Dotterzellen die bekannten karyokinetischen Figuren, indem sich ihre Teilungen ausschliesslich auf akinetische Weise vollziehen.

Es schnürt sich bei den Dotterzellen zuerst der Nucleolus durch oder zerfällt gleich von vornherein in mehrere Fragmente. Es bekommt dann der Kern Fortsätze, welche Teile des Kernkörperchens in sich aufnehmen, sich abschnüren und zu Kernen von neuen Dotterzellen werden. Ein Teilungsstadium einer Dotterzelle ist in Fig. 19 dargestellt. Hier hatte sich bereits der Nucleolus geteilt, und seine beiden Hälften sind nach den Enden des bohnenförmig gewordenen Kernes auseinandergewichen. In der Mitte des letzteren zeigt sich bereits deutlich die Stelle markirt, an welcher es zu einer Durchschnürung der Chromatinmasse kommt.

Man beobachtet bei der Teilung nicht selten die Erscheinung, dass die neu entstandenen Dotterzellen in Gruppen von drei bis vier zusammenbleiben oder vollständige, aus zahlreichen Zellen bestehende Nester bilden, die meist unmittelbar unter dem Blastoderm befindlich sind. Aehnliche Erscheinungen erwähnt auch HEIDER (89) bei *Hydrophilus*. Eine extreme Vermehrung und Anhäufung solcher Nester von Dotterzellen zeigt sich besonders bei anormalen Eiern.

Späterhin, wenn die dorsale Krümmung des Keimstreifens eingetreten ist, kommt es zu einer Dottersegmentirung, welche gerade bei *Forficula* sich sehr deutlich ausgeprägt zeigt (sie findet sich jedoch nur in Fig. 28 dargestellt, da der Dotter auf allen Figuren lediglich schematisch wiedergegeben wurde). Es grenzen sich zunächst um die in den oberflächlicheren, eiweissreicheren Schichten des Dotters befindlichen Zellen bestimmte, scharf umschriebene Distrikte ab, es greift dieser Prozess dann auch auf die mittleren Partien des Nahrungsdotters über, bis schliesslich der letztere vollständig in nahezu gleich grosse, je einen Dotterkern enthaltende Segmente zerlegt ist. Der früher im Umkreis der Dotterkerne befindliche Plasmaleib verteilt sich dann gleichmässig durch die betreffende Dotterpartie, welche, richtiger gesagt, in dem Zellplasma vollständig aufgenommen ist.

Nach beendeter Umrollung des Keimstreifens vergrössern sich die Dotterkerne noch weiter, erhalten dann aber eine unregelmässige Gestalt und beginnen zu degeneriren. Die Kernmembran verschwindet, die Chromatinelemente lösen sich von einander und zerfallen. Die Dottersegmente fliessen schliesslich zusammen, und die gesammte Dottersubstanz wird noch vor Ablauf der Embryonalentwickelung von den sie umgebenden Darmzellen resorbirt.

2. *Gryllus.*

Der Entwickelungsprozess der Dotterzellen stimmt mit dem der vorigen Form in allen wesentlichen Punkten überein. Auch bei *Gryllus* sind die Dotterzellen schon allein ihrer Grösse wegen gar nicht mit den anderen Körperzellen zu verwechseln, wie dies bei Betrachtung der Figuren 69—79 ohne weiteres einleuchtet.

Auch der Teilungsmodus der Dotterzellen ist bei *Gryllus* ganz der gleiche wie bei *Forficula* und erfolgt nur durch Amitose. Zwei erst vor kurzem durchgeschnürte Dotterkerne, welche noch in einem gemeinsamen Zellleib eingebettet liegen, sind in Fig. 69 zu sehen.

Die Dottersegmentirung tritt bei den Grillen nicht so deutlich hervor und ist namentlich an Schnitten wegen der grossen Brüchigkeit des Dotters schwer zu beobachten. Gleichwohl ist sie aber, bald nachdem der Keimstreifen in den Dotter sich eingesenkt hat, vorhanden, wovon man sich namentlich an Totopräparaten überzeugen kann.

3. *Gryllotalpa.*

Die Dotterzellen dieser Form finden sich nicht, wie gewöhnlich, bei den Insekten im ganzen Dotter zerstreut vor, sondern sind anfänglich ohne Ausnahme dem Blastoderm resp. dem jungen Keimstreifen angelagert (Fig. 80). Es ist dies Verhalten durch die Entstehungsweise der Dotterzellen von der oberflächlichen Blastodermschicht aus zu erklären.

Nur in sehr seltenen Fällen konnte ich ganz vereinzelt eine oder die andere Zelle auch inmitten des Nahrungsdotters auffinden. (Es muss hierbei allerdings zweifelhaft bleiben, ob diese Zellen von Anfang an im Dotter verbliebene Furchungszellen oder erst nachträglich in diesen eingewanderte Blastodermzellen waren.)

Eine Vermehrung der Dotterzellen auf akinetischem Wege habe ich nicht direkt beobachtet, zweifle jedoch nicht im mindesten daran, dass dieselbe auch bei *Gryllotalpa* Platz greifen wird.

Späterhin tritt die bekannte Segmentirung ein, indem die schon von KOROTNEFF (85) beschriebenen ausserordentlich deutlichen und grossen Dotterpyramiden sich ausbilden.

Eine Eigentümlichkeit der Grylliden (sowohl von *Gryllotalpa* wie von *Gryllus*) giebt sich darin zu erkennen, dass der Dotter und die Dotterzellen nicht wie gewöhnlich während der Embryonalentwickelung zerfallen und zu Grunde gehen, sondern mit in den Körper der Larve übernommen werden.

Hierauf soll später bei Besprechung des Darmkanals noch näher eingegangen werden.

4. *Phyllodromia.*

Auch bei diesem Insekt gewinnen die Dotterzellen sehr frühzeitig schon — und zwar noch vor der Segmentirung des Keimstreifens — eine beträchtliche Grösse, durch welche sie sich bereits auf den ersten Blick von sämmtlichen Embryonalzellen unterscheiden (Fig. 56). Eine Aehnlichkeit der Dotterzellen mit den Geschlechtszellen oder gar eine Uebereinstimmung beider miteinander, welche von mancher Seite nicht für unmöglich gehalten wurde, ist daher, wie ich hervorheben will, bei *Phyllodromia* thatsächlich nicht vorhanden.

Die Vermehrung der Dotterzellen findet bei der genannten Blattide gleichfalls durch Amitose statt.

Eine Dotterklüftung ist von Wheeler (89) für *Phyllodromia* behauptet, von Cholodkowsky (91) später jedoch in Abrede gestellt worden. Ich habe die von Wheeler gemachten Angaben zu bestätigen. Die Dottersegmentirung, bei *Phyllodromia* allerdings nicht sehr deutlich ausgeprägt, zeigt sich am besten unmittelbar nach Ausbildung der vollen Zahl von Cölomsäckchen.

Am Ende der Embryonalentwickelung gehen die Dotterzellen zu Grunde.

5. *Periplaneta* und *Ectobia.*

Die Dotterzellen dieser beiden Formen stimmen mit denen von *Phyllodromia* überein. Von ihrer Beschreibung nehme ich Abstand, um Wiederholungen zu vermeiden.

Die Beziehungen der Dotterzellen zu den bei den Blattiden im Nahrungsdotter enthaltenen Stäbchen sollen an anderer Stelle erörtert werden.

B. Zusammenfassende Uebersicht.

Die bemerkenswertesten Eigentümlichkeiten, welche die Dotterzellen der hier beschriebenen Insekten aufweisen, bestehen einmal in ihrer auffallenden, die aller übrigen Zellen weit übertreffenden Grösse und zweitens in ihrer Vermehrungsweise, welche ausschliesslich durch amitotische Teilungen erfolgt.

Von der letzteren Eigenschaft habe ich mich mit aller Sicherheit überzeugen können. Die Dotterzellen haben dieses Verhalten nur gemeinsam mit den Zellen der Serosa, treten aber sonst dadurch in schroffen Gegensatz zu allen übrigen Zellen, welche sich mitotisch teilen und aus denen der eigentliche Embryonalkörper hervorgeht. An der Bildung des letzteren nehmen die Dotterzellen keinen Anteil oder doch nur insoweit, als sie höchstens zu seiner Ernährung beitragen. Sie selbst gehen vielmehr bei den von mir untersuchten Insekten nach mehrfachen amitotischen Teilungen (gerade wie die Serosazellen) ausnahmslos zu Grunde.

Es stehen diese Beobachtungen im Einklange mit den Ergebnissen, zu denen vom Rath (93) gelangt ist: „Alle Zellen, welche einmal amitotische Kernteilungen erfahren haben, können sich unter keiner Bedingung mehr mitotisch teilen, sie gehen vielmehr einem sicheren Untergang entgegen."

Wenn der Satz in dieser allgemeinen Fassung auch wohl nicht aufrecht erhalten bleiben kann, so darf doch die Thatsache als gesichert gelten, dass Amitose wenigstens sehr häufig ein Charakteristikum von später zerfallenden Zellen ist. Dies trifft gerade bei den Dotterzellen der Insekten zu, deren amitotische Kernvermehrung bereits als ein Anzeichen ihrer dereinstigen Degeneration und Auflösung betrachtet werden darf.

Der Zerfall der Dotterzellen tritt in der Regel schon während der Embryonalzeit ein, nur ausnahmsweise, wie bei den Grylliden, erst während der postembryonalen Entwickelungsperiode.

Die mutmassliche morphologische Bedeutung der Dotterzellen soll erst in einem späteren Kapitel besprochen werden.

II. Die bakterienartigen Stäbchen im Dotter der Blattideneier.

Es mögen an dieser Stelle einige wenige Mitteilungen über die im Nahrungsdotter von Blattiden zu beobachtenden eigentümlichen Stäbchen Platz finden.

Wir verdanken bekanntlich Blochmann (87 und 87a) die Kenntnis der interessanten Thatsache, dass im Fettkörper von Insekten nicht selten stäbchenförmige Gebilde vorhanden sind. Es sind dieselben wohl sicher als bakterienartige Organismen aufzufassen, wenngleich ihre Natur als eigentliche und echte Bakterien noch nicht ganz über allen Zweifel erwiesen ist[1]).

Solche bakterienartige Stäbchen wurden von Blochmann auch bei Blattiden, und zwar nicht nur im Fettkörper, sondern schon im Dotter von unentwickelten Eiern und Embryonen der *Phyllodromia germanica* aufgefunden.

Diese Beobachtungen sind später von Wheeler (89) und Cholodkowsky (91) für *Phyllodromia* bestätigt und zum Teil ergänzt worden.

Bereits im Eierstock wandern bei letzterem Insekt die Stäbchen in den Eidotter ein und zeigen sich dann gleichmässig an der ganzen Oberfläche desselben zerstreut, oder bilden doch nur zwei unbedeutende Ansammlungen, von denen die eine am Vorderende des Eies, die andere sich in der Mitte der konvexen Dorsalseite desselben befindet, dort wo die Richtungskörperchen ausgestossen wurden.

Später, und zwar zur Zeit, wenn nach Sprengung der Embryonalhüllen der Keimstreifen den Dotter zu umwachsen beginnt, häufen sich aber bei *Phyllodromia* die Stäbchen in ansehnlichen Mengen in der Mitte des Dotters an und bilden daselbst eine grössere Ansammlung, welche ich merkwürdiger Weise bisher noch nirgends erwähnt finde.

Der weitere Verbleib der Stäbchen, insbesondere ihr Verlassen des Dotters, ihr Hindurchtreten durch die Darmwand und ihr Einwandern in den Fettkörper, woselbst sie sich in grossen Scharen um einzelne Kerne von Fettzellen gruppiren, ist schon von Cholodkowsky (91) beschrieben worden.

Interessant ist, besonders im Hinblick auf die Verteilung der Stäbchen, ein Vergleich zwischen *Phyllodromia* und einem nahen Verwandten dieser Form, nämlich mit der in Wäldern heimischen *Ectobia livida*.

Die jüngsten Entwickelungsstadien standen mir allerdings nicht von der genannten Art, sondern nur von *Ectobia lapponica* zur Verfügung. Bei *Ectobia* waren die Stäbchen in grösserer Zahl als bei *Phyllodromia* vorhanden, aber ähnlich wie bei letzterer an der Oberfläche des Eies zerstreut (bes. lateral und ventral).

Ein anderes Bild ergiebt sich indessen, sobald man ältere Stadien (*Ectobia livida*) nach Anlage des Keimstreifens untersucht. Hier hat sich dann nämlich in auffallender Weise die gesammte Masse der Stäbchen im Mittelpunkt des Nahrungsdotters konzentrirt, während im Gegensatz zu *Phyllodromia* alle übrigen Teile desselben vollkommen frei davon sind.

Durch die Zusammenhäufung der Stäbchen entsteht bei *Ectobia* ein ausserordentlich voluminöses Gebilde, das schon bei Lupenvergrösserung auffällt und nach Färbung mit Karmin noch sehr viel stärker hervortritt. Es entspricht dasselbe wohl zweifelsohne der auch bei *Phyllodromia* an der entsprechenden Stelle vorhandenen und vorhin erwähnten Stäbchenansammlung, wenngleich diese erst sehr viel später erscheint und niemals, auch nur annähernd, so deutlich hervortritt.

Die stets scharf abgegrenzte Ansammlung, welche die Stäbchen bei *Ectobia* bilden, ist von kugelförmiger Gestalt, in ihr liegen meist einige grosse Fetttropfen, die beim gefärbten Ei als helle Flecke

---

1) Ausser Blochmann hat sich auch Korschelt (89) für die bakterienartige Natur der betreffenden Stäbchen ausgesprochen, welche von ihm im Fettkörper und in den Spinndrüsen der Raupen von *Pieris brassicae* festgestellt wurden.

durchscheinen, sowie nicht selten auch Dotterkerne, welche sich auch der Oberfläche der Stäbchenanhäufung aufzulegen pflegen.

Das Ganze macht, wie Fig. 48 zeigt, auf den ersten Blick den Eindruck eines ganz selbständigen, ausserhalb des eigentlichen Embryos befindlichen Organs.

Aehnliche Verhältnisse wie *Ectobia* weist auch *Periplaneta* auf, wo das Vorhandensein der Stäbchen bisher nur vom Fettkörper des ausgebildeten Insektes bekannt ist, während der Eidotter daraufhin noch ununtersucht geblieben war.

An einem jungen, noch unentwickelten Ei sind hier, wie dies schon oben erwähnt wurde, zwei kleine Anhäufungen von Stäbchen zu unterscheiden, die an den beiden Polen desselben liegen. Ausserdem zeigen sich einzelne Stäbchen an der ganzen Oberfläche des Dotters zerstreut. Uns interessirt hier vor allem der Verbleib der hinteren Stäbchenansammlung.

Bereits an anderer Stelle wies ich darauf hin, dass in nächster Umgebung der letzteren nach der Bildung des Blastoderms einzelne Dotterzellen anzutreffen sind (Fig. 49). Die Stäbchenansammlung mitsammt den darum befindlichen Dotterzellen sinkt darauf von der Oberfläche aus allmählich in den Dotter ein, und zwar befindet sie sich dann stets am hintersten Ende des Keimstreifens (vergl. Fig. 61) oder erstreckt sich sogar unter denselben. Von nun an nimmt die Stäbchenansammlung sehr rasch und sehr bedeutend an Grösse zu. Auch die Zahl der an ihr befindlichen Dotterzellen erfährt eine Erhöhung, und es dringen ferner diese letzteren zwischen die Stäbchen ein.

Im Laufe der weiteren Entwickelung gelangt der Stäbchenkomplex immer tiefer in den Dotter, wobei er sich vom hinteren Pol ungefähr in der Mittelachse des Eies nach vorn bewegt (Fig. 62). Der immer mehr anwachsende Umfang des ganzen Gebildes ist sicher durch eine sehr intensive Vermehrung der Stäbchen bedingt, welche vermutlich vermittelst der von Blochmann (87 a) beobachteten Teilung vor sich geht. Zahlreiche Dotterzellen liegen jetzt inmitten der Stäbchenansammlung. Ihre Kerne erreichen nicht selten Dimensionen, welche die der im Dotter zerstreuten Dotterkerne um das Mehrfache übertreffen. Dabei dehnen sie sich häufig wurstförmig aus oder entsenden Zacken und Fortsätze, die sich abschnüren und sich dann weiter teilen.

Die Vermehrung der Dotterzellen erfolgt somit, wie sich gerade hier sehr leicht nachweisen lässt, wieder ausschliesslich durch direkte Kernteilung.

Das Ganze (Stäbchen und Dotterzellen) ist schliesslich zu einem sehr voluminösen Organ geworden, das allerdings nicht so scharf gegen den Dotter abgesetzt ist, wie bei *Ectobia*.

An der Bildung dieses Dotterorganes beteiligt sich auch die gleichfalls in den Dotter eingesunkene vordere Stäbchenansammlung. Es befindet sich das genannte Organ nach vollzogener Umrollung ungefähr im Centrum des Eies, dorsalwärts vom Kopfende des Embryos.

Nach der Umwachsung des Dotters liegt dasselbe, wie dies Fig. 92 zeigt, inmitten des Mitteldarmes. Der Höhepunkt seiner Entwickelung ist jetzt erreicht, und es tritt nunmehr wieder eine Rückbildung ein. Die Kerne der zwischen den Stäbchen befindlichen Dotterzellen fliessen zum Teil zusammen und bilden grosse, unregelmässige Chromatinhaufen. Bei den Stäbchen macht sich eine centrifugale Bewegung bemerkbar. In Scharen wandern sie zwischen den Dotterballen hindurch zur Darmwand, durchdringen die letztere und gelangen in den Fettkörper, um dort um einzelne Kerne desselben die schon von anderer Seite beschriebenen wolkenförmigen Ansammlungen zu bilden.

Ich bin der Ansicht, dass die Bewegung der Stäbchen eine aktive und selbständige ist, aber nicht, wie Cholodkowsky (91) bei *Phyllodromia* sich zu überzeugen glaubte, durch die Thätigkeit der Dotterzellen veranlasst wird.

Man beobachtet nämlich bei *Periplaneta*, dass die in der Stäbchenansammlung vorhandenen Dotterzellen, selbst nach Auswanderung der Stäbchen, ruhig inmitten des Dotters zurückbleiben. Es machen sich daselbst an den Dotterzellen dann Degenerationserscheinungen geltend, welche denen ähneln, die die Zellen des weiter vorn befindlichen und gleichfalls in den Dotter versenkten Dorsalorganes (*ser*) erfahren.

Gleich wie jene Serosazellen und zusammen mit denselben werden die Dotterzellen dann nach ihrem Zerfalle resorbirt.

III. Die Paracyten.

Als Paracyten wurde von mir eine bestimmte Gruppe von Zellen bezeichnet, welche ich als in den Dotter einwandernde Elemente sowohl bei *Forficula*, wie bei Blattiden und Grylliden aufgefunden habe.

Mit den eigentlichen, oben beschriebenen Dotterzellen haben sie nichts zu thun und müssen von ihnen scharf auseinandergehalten werden. Gleich wie die Dotterzellen, mit welchen sie ja auch zum Teil in der Lage übereinstimmen, nehmen sie aber am Aufbau des Körpers keinen Anteil, sondern gehen später unter ganz bestimmten und charakteristischen Degenerationserscheinungen zu Grunde.

Da diese Zellen unter der Bezeichnung „Dotterzellen" schon eine ziemliche Konfusion in der Litteratur veranlasst haben, so habe ich für sie der Deutlichkeit wegen den Namen Paracyten gewählt, womit zugleich angedeutet werden mag, dass sie nur nebensächliche und vorübergehende zellige Produkte des sich entwickelnden Organismus darstellen.

Graber (78) hat wohl zum ersten Male darauf aufmerksam gemacht, dass vom Insektenkeimstreifen gewisse Zellen sich loslösen und in den Dotter einwandern.

Er hat diesen Vorgang dann ausführlicher bei *Melolontha* geschildert und gleichzeitig auch abgebildet (88). Gewisse Zellen des „Entoblastes" wandeln sich um, werden überaus kleinkernig, so dass ihre Kerne nur noch „fast wie Punkte oder winzige Ringelchen" erscheinen, und gelangen in den Dotter.

In einer späteren Arbeit (89) kommt er auf seine Beobachtung zurück und sagt, dass beim Maikäfer „vom invaginirten Blastodermwulst aus unter lebhaften Teilungserscheinungen ganze Ströme von Zellen in den Dotter hineinwandern, Zellen, die freilich von den primären gleichzeitig vorkommenden und auffallend grosskernigen Centroblastelementen ganz enorm verschieden sind, und die sich überhaupt durch ihre ganze Beschaffenheit als unzweifelhafte Abkömmlinge, man könnte sagen Auswürflinge, eines wahren Keimblattes erweisen."

Gleichzeitig damit fand Wheeler (89) solche Zellen bei einem anderen Käfer (*Doryphora decemlineata*). Von der vorderen und hinteren Entodermanlage wandern hier Zellen in den Dotter ein. Die angeblichen karyokinetischen Figuren, welche Graber zu beobachten glaubte, erkannte Wheeler richtig als Degenerationserscheinungen. Das Chromatin ballt sich ihm zufolge in Klumpen zusammen und legt sich der Innenwand des riesig vergrösserten Kernes an. Die Zellen gehen später zu Grunde.

Wheeler tritt mit Entschiedenheit dafür ein, dass diese Zellen entodermaler Abstammung seien, und wiederholt dies auch in einer anderen Arbeit (93), in welcher er sie mit den sog. „sekundären Dotterzellen" anderer Insekten vergleicht, und wo er erwähnt, dass derartige vom Entoderm einwandernde Zellen auch bei *Telea polyphemus* zu beobachten sind.

Ganz ähnliche Gebilde wurden auch schon von Korotneff (85) bei *Gryllotalpa* aufgefunden. Dieser Autor glaubte freilich, dass sie an der Bildung des Körpers teilnähmen, und zwar sollten sie zu Fettzellen werden. Er schreibt ihnen eine mesodermale Natur zu und bezeichnet sie als „Mesenchymzellen".

Das „entodermale Syncytium", welches Tichomiroff (92) im Dotter von *Calandra* beobachtete, dürfte im wesentlichen auf die gleichen Elemente zurückzuführen sein. Letztere sollen allerdings, wie Tichomiroff glaubt, nicht Mesodermzellen werden, sondern „embryonale Fett-, Blut-, vielleicht auch Bindegewebs- und Genitalzellen".

Auch von anderer Seite sind diese Zellen dann immer wieder mit den eigentlichen, wie wir gesehen, bisweilen ebenfalls vom Blastoderm aus einwandernden, Dotterzellen verglichen worden, und die Verwirrung ist in letzter Zeit eigentlich noch grösser geworden durch die von Cholodkowsky (91) eingeführte Unterscheidung der verschiedenartigen im Insektendotter vorhandenen Elemente.

Cholodkowsky teilt die letzteren bei *Phyllodromia* ein in primäre — und in sekundäre, oder kleine Dotterzellen.

Letztere sollen vermutlich von den ersteren durch Teilung abstammen. Es gehen die sekundären Dotterzellen aber nicht wie die primären zu Grunde, sondern sie werden zu Fettkörperzellen und wahrscheinlich auch noch zu Geschlechts- und Blutzellen.

Dies ist für CHOLODKOWSKY die Veranlassung gewesen, den Dotter mit seinen zelligen Elementen als „Parablast“, und zwar in dem früher bei Wirbeltieren üblichen Sinne, aufzufassen und ihn den übrigen Gewebspartien resp. Keimblättern als ein Gebilde sui generis gegenüberzustellen.

Ich will hier nicht auf eine Diskussion der Parablasttheorie eingehen, noch die Schwierigkeiten ihrer Anwendung auf die Insektenembryologie hervorheben, sondern möchte mich nur bei dieser Gelegenheit begnügen, darauf hinzuweisen, dass die angeblichen „kleinen Dotterzellen“ in Wirklichkeit nichts anderes wie Blutzellen sind, welche, wie bei *Forficula* und den Grylliden, so auch bei *Phyllodromia*, ursprünglich in der ventralen Medianlinie sich befinden. Letzteres Verhalten ist denn auch für die sog. kleinen Dotterzellen von CHOLODKOWSKY (91) ganz richtig hervorgehoben worden. Sie verteilen sich später in dem ventralen Blutsinus. Derselbe wurde aber bei der vom genannten Autor angewendeten und etwas gewaltsam wirkenden Konservirungsmethode vermittelst der PERENYI'schen Flüssigkeit mit sog. „äusserem Dotter“ angefüllt (vergl. seine Figuren 52—54). Hierdurch erklärt sich denn, dass CHOLODKOWSKY sehr wohl zu seiner irrigen Anschauung, Dotterzellen vor sich zu haben, geführt werden konnte.

Meine „Paracyten“ haben nichts zu thun mit den CHOLODKOWSKY'schen sekundären Dotterzellen, sondern sind nur mit den oben erwähnten, von GRABER, KOROTNEFF und WHEELER im Dotter aufgefundenen Elementen zu identificiren.

Die Bildung von Paracyten kann schon vor der Mesodermbildung vor sich gehen, wie sich besonders bei *Forficula* und *Gryllotalpa* zeigt, wo dieselben massenweise aus bestimmten, den späteren Seitenteilen des Keimstreifens entsprechenden Blastodermpartien einwandern. Dies wurde ausführlicher schon an anderer Stelle beschrieben. Späterhin pflegen aber gar nicht selten auch beliebige andere Zellen des Keimstreifens, insbesondere Mesodermzellen, die charakteristischen Eigentümlichkeiten von Paracyten anzunehmen und in den Dotter einzudringen.

Paracyten bilden sich besonders am Vorderende und Hinterende des Keimstreifens, sind aber keineswegs auf diese Teile beschränkt, sondern können, wenngleich mehr vereinzelt, an allen beliebigen Stellen des Körpers beobachtet werden (Fig. 42). Dies allein dürfte wohl genügen, um die von GRABER (88) und WHEELER (89, 93) vertretene Ansicht zu erschüttern, dass wir in den Paracyten Elemente vor uns haben, welche dem sog. „Entoderm“ (resp. dem späteren Mitteldarmepithel) zuzurechnen sind, denn letzteres kommt, wie noch zu zeigen ist, nur am Vorder- und Hinterende zur Anlage.

Das untrügliche Kennzeichen, wodurch sich die Paracyten von normalen, sich weiter entwickelnden Embryonalzellen unterscheiden lassen, besteht nach meinen Beobachtungen in der Auflösung ihres Kernes, und zwar in einer ganz charakteristischen Sonderung des Chromatins von den übrigen, besonders im Kernkörperchen enthaltenen Kernsubstanzen.

Die Trennung lässt sich sehr deutlich nach Doppelfärbungen mit Eosin und Hämatoxylin zur Anschauung bringen. Man sieht dann leicht, dass die aus dem Kern austretende chromatische Substanz sich zu einer oder wenigen intensiv blau sich färbenden Kugeln zusammenballt, während ein anderer, sich schwächer tingirender Teil rot gefärbt ist. In dem letzteren haben wir das Kernkörperchen (Nucleolus) zu erblicken, welches auch ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen als das Chromatin besitzt und mithin wohl mit der von O. HERTWIG (93) als Paranuclein bezeichneten Substanz identisch sein dürfte.

Chromatin und das sog. Paranuclein liegen nunmehr vollkommen abgesondert und frei nebeneinander im Zellplasma, wie dies in der Fig. 21 zu erkennen ist, welche eine Paracyte von *Forficula* in stärkerer Vergrösserung wiedergiebt. Nicht selten finden sich die Kernsubstanzen auch excentrisch im Zellleib, der selbst zumeist einen ziemlich bedeutenden Umfang zu erlangen pflegt.

In solcher Gestalt kann man bei jugendlichen Keimstreifen die Paracyten längere Zeit hindurch ganz unverändert beobachten. In der Regel liegen sie dabei in den oberflächlichen Partien des Dotters oder finden sich sogar zwischen den Keimstreifzellen vor.

Später treten Vakuolen im Plasma der Paracyten auf, es beginnt dasselbe undeutlich zu werden und sich aufzulösen. Auch die Kernrudimente zerfallen noch weiter. Letztere sind schliesslich nur noch als winzige, aber immer noch intensiv gefärbte Chromatinkrümel zwischen den Dotterelementen aufzufinden.

Kurz vor ihrer Auflösung dringen die Paracyten nicht selten tiefer ins Innere des Dotters ein.

Dies ist z. B. in Fig. 42 zu ersehen, wo die zerfallende vordere Paracytenansammlung sich vom Keimstreifen abgelöst hat und in den Dotter eingesunken ist.

Wohl stets dürften die Paracyten schon vor der Umrollung des Keimstreifens zu Grunde gehen, und zwar fand dies bei den von mir untersuchten Insekten auch immer ungefähr gleichzeitig mit der eintretenden Dottersegmentirung statt.

Die Paracyten sind als degenerirende Körperzellen aufzufassen, welche keinem bestimmten „Keimblatte" und keiner bestimmten Gewebspartie allein als solcher angehören.

Sie scheinen bei den Insekten sehr weit — vielleicht allgemein — verbreitet zu sein, kommen aber auch bei anderen Arthropoden vor. So sind die hier beschriebenen Paracyten wohl ohne Zweifel identisch mit den von Reichenbach (77, 88) bei *Astacus* beschriebenen „sekundären Mesodermelementen". Auch bei anderen Decapoden hat man derartige Gebilde nicht selten beobachtet, und auf ihre Natur als degenerirende Zellen ist auch schon von Herrick (91) mit Recht hingewiesen worden.

Es ist zu erwähnen, dass bei Insekteneiern, welche sich nicht mehr unter ganz normalen Entwickelungsbedingungen befanden (die durch zu grosse Feuchtigkeit oder Trockenheit beeinflusst waren), die Produktion von Paracyten einen ganz ungewöhnlich grossen Umfang anzunehmen pflegte.

Da man wohl schwerlich annehmen darf, dass diese anscheinend überschüssigen (oder kranken) Elemente noch irgend einen Nutzen für den Embryonalkörper haben, so könnte dies die Frage nahe legen, ob wir denn in der Bildung von Paracyten überhaupt noch eine normale Erscheinung vor uns haben.

Ich möchte dies, in gewissem Sinne wenigstens, bejahen, weil ich stets in bestimmten Stadien und bei allen von mir untersuchten Embryonen Paracyten, wenn auch in wechselnder Zahl, nachweisen konnte.

Diese Embryonen waren nun aber jedenfalls normal und durchaus entwickelungsfähig, denn aus den Eiern der von mir in Gefangenschaft gehaltenen Ohrwürmer, Grillen und Schaben pflegte sich immer nicht nur eine vortrefflich gesunde, sondern sogar eine wider Erwarten recht reichliche Nachkommenschaft zu entwickeln!

Kapitel VI.

Die Entwickelung der Geschlechtsorgane.

I. Eigene Beobachtungen.

1. *Forficula.*

a) Die Entwickelung der Geschlechtsdrüsen.

Nachdem der Ursprung der Geschlechtszellen bereits an anderer Stelle beschrieben ist, handelt es sich jetzt noch darum, den weiteren Entwickelungsverlauf der Genitalanlage kennen zu lernen.

Die Zellen derselben verlieren ungefähr zur Zeit, wenn die Ursegmente auftreten, ihren früheren Zusammenhang. Sie weichen auseinander, und man kann von nun an nicht mehr von einer einheitlichen unpaaren Genitalanlage reden, sondern hat nur noch isolirte Geschlechtszellen vor sich, zwischen denen und in deren Umgebung zahlreiche Paracyten sich vorfinden (Fig. 42 *gz*).

Die Genitalzellen sind anfänglich im Bereiche des 10. und 11. Abdominalsegmentes an der ventralen Wand des Enddarmes anzutreffen. Wenn aber das Proctodäum sich vertieft, und das Hinterende des Abdomens stärker sich einkrümmt, so wird der Raum zwischen den genannten Segmenten und dem Enddarm auf eine schmale Spalte reduzirt, aus der die Genitalzellen wohl zum Teil passiv herausgedrängt werden. Sie gelangen damit in das 9. Abdominalsegment.

Von dort aus dringen sie nun, und zwar anscheinend unter aktiver Wanderung der einzelnen Zellen, nach vorn. Die Bewegung dürfte hierbei durch Aussenden amöboider Fortsätze erfolgen, die man jetzt an den Zellen gar nicht selten beobachten kann. Die Wanderung findet meist in Kontakt mit der Mesodermschicht statt, geht zuweilen aber auch ganz frei durch den Dotter hindurch. Teilungsstadien von Genitalzellen sind nunmehr ganz besonders häufig anzutreffen.

Die Hauptmasse der Zellen passirt das 9. und 8. Abdominalsegment und gelangt in das 7. und 6. Segment hinein (Fig. 42).

Einzelne Genitalzellen wandern von hier an den Ursegmentwänden noch weiter nach vorn. Die überwiegende Mehrzahl dringt aber an Ort und Stelle, d. h. im 6. und 7. Segment, in die visceralen Ursegmentwände ein, und zwar gelangen sie hier in den Abschnitt derselben, welchen ich oben als Geschlechtsleiste beschrieb.

Die Geschlechtszellen sind daselbst an dem in Fig. 33 abgebildeten Sagittalschnitt zu sehen.

Die Zellenschicht des Ursegmentes wird dort, wo die hauptsächlichste Einwanderung erfolgt, total durchbrochen, und die Mesodermzellen vollständig auseinandergeschoben. Letztere Zellen platten zum Teil sich ab und schmiegen sich innig an die Oberfläche der weit grösseren kugeligen Geschlechtszellen an, wobei sie dann nicht selten eine halbmondförmige Gestalt annehmen. Die betreffenden Mesodermzellen werden zu den Epithelzellen der Geschlechtsdrüse (Fig. 32, 34 *epz*).

Die Genitalzellen schieben sich ausschliesslich in den ventralen (medialen) Abschnitt jeder visceralen Wand ein, während die dorsalen Abschnitte der Geschlechtsleiste immer frei bleiben. Hier bewahren daher auch die Mesodermzellen ihre frühere regelmässige Anordnung. Es entspricht diese Partie — nach Abspaltung der splanchnischen Mesodermschicht — dem Teil der Geschlechtsanlage, den ich bei *Phyllodromia* seiner Zeit (91) als Endfadenplatte bezeichnet hatte. Die Zellen der letzteren nehmen später eine gestreckte Form an, wobei sie sich mit ihren Breitseiten berühren und geldrollenförmig übereinander schichten.

Ein kleiner Teil von Genitalzellen hatte sich, wie schon erwähnt, über das 6. Segment hinausgeschoben und wandert im 5. Segment ein. Ein anderer Teil, welcher gleich anfangs zurückblieb, tritt dagegen schon im 8. und 9. Segment in die Ursegmentwände.

Zuweilen trifft man selbst noch in späten Stadien Genitalzellen im 10. oder 11. Abdominalsegment, die dort meist frei der Enddarmwand anliegen. Es ist dies von Interesse, weil ich früher bereits bei *Phyllodromia* (91) ebenfalls noch in späten Stadien am Hinterende des Körpers Geschlechtszellen nachweisen konnte, eine Beobachtung, die durch Wheeler (93) für *Xiphidium* eine Bestätigung erfahren hat. Ich halte es für ziemlich unwahrscheinlich, dass solche Zellen später noch zur Funktion gelangen können.

Im allgemeinen scheint es, als ob es gleichgiltig wäre, in welchem Segment die Geschlechtszellen in den Ursegmentverband eintreten, und ob dies etwas weiter vorn oder etwas weiter hinten erfolgt. Die visceralen Wände der abdominalen Ursegmente (welche zusammen die Geschlechtsleiste bilden) sind sämmtlich zur Aufnahme von Geschlechtszellen geeignet.

Es macht sich bald seitens der Genitalzellen das Bestreben nach einer möglichst gleichmässigen Verteilung bemerkbar, indem sie in den Geschlechtsleisten weiter nach vorn rücken. Die Geschlechtszellen erstrecken sich dann vorn bis ins 3. Abdominalsegment, während sie hinten bis ins 7. reichen.

Aus den Ursegmenten des 8.—10. Abdominalsegmentes verschwinden sie — von seltenen Ausnahmen abgesehen — vollständig. Die visceralen Wände der betreffenden Segmente werden zu den späteren Ausführungsgängen: zum Ovidukt beim Weibchen, zum Vas deferens beim Männchen.

Die visceralen Ursegmentwände vom 1. Thoracal- bis zum 2. Abdominalsegment werden sammt den vorhin erwähnten dorsalen Abschnitten der Geschlechtsleisten zum Aufhängeband der Geschlechtsdrüse (Endfadenplatte).

Die Geschlechtsanlage in toto erstreckt sich somit bei *Forficula* durch den gesammten Rumpfteil des Körpers hindurch, wenn auch nur in einer geringen Anzahl von Abdominalsegmenten eigentliche Geschlechtszellen sich vorfinden.

Einen Querschnitt durch die Geschlechtsanlage vor dem Sprengen der Embryonalhüllen zeigt Fig. 32. Mit dem allmählichen Hinaufrücken der Ursegmente nach der Dorsalseite hat sich auch die Geschlechtsanlage steiler aufgerichtet. Lateral wird sie von der Ursegmenthöhle (*cöl*) begrenzt. Medial stösst sie an den schon sehr geräumigen Epineuralsinus (*vbs*). Dort bekommt sie durch einige langgestreckte Epithelzellen eine scharfe Begrenzung, während sie an der Ventralseite mit dem Fettkörperkomplex (*fk*) fest verbunden ist. An der Dorsalseite sind an dem Querschnitt einige Epithelzellen der bei *Forficula* sehr kurzen Endfadenplatte (*endf*) getroffen.

In einem etwas späteren Stadium (während der Umwachsung des Dotters) ist die Geschlechtsanlage in Fig. 35 (*Gna*) abgebildet.

Zur Zeit, wenn die Embryonalhüllen einreissen, oder doch kurz nachher, treten die ersten sexuellen Unterschiede auf, die zunächst noch sehr geringfügig sind und besonders auf einer verschiedenartigen Verteilung der Geschlechtszellen beruhen.

Während beim Männchen die Hauptmasse der Genitalzellen vorläufig noch im 5., 6. und 7. Abdominalsegment verbleibt, verteilen sich letztere beim Weibchen annähernd gleichmässig durch das 3.—7. Segment hin.

Die weitere Ausbildung der Genitaldrüsen genau zu schildern, liegt nicht in meiner Absicht, es sei nur kurz erwähnt, dass in den späteren Stadien der Embryonalentwickelung die weibliche Genitalanlage in die bekannten, in Endfäden auslaufenden, Eiröhren zerfällt, wogegen beim Männchen jederseits die Geschlechtsanlage sich in zwei hintereinander liegende Hodenkapseln umwandelt (Fig. 44 *Test*). Der Endfadenapparat des Männchens wird nicht, wie ich dies früher für *Phyllodromia* feststellen konnte (90), abgestossen, sondern zur epithelialen Hülle des Hodens verwendet. Beim Weibchen liefert er die mit der Epithelschicht der Eiröhren zusammenhängenden Endfäden.

b) Die Entwickelung der Ausführungsgänge.

Die Ausführungsgänge (Ovidukte und Vasa deferentia) gehen, wie bereits oben angedeutet, aus strangförmigen Verdickungen der visceralen Ursegmentwände des 7. bis 10. Segmentes hervor.

Im letzteren Segment enden sie in säckchenförmigen Erweiterungen, welche als die Ueberreste des 10. abdominalen Ursegmentpaares anzusehen sind. In der Fig. 34 sind sie mit $Term_{10}$ bezeichnet. Diese Erweiterungen entsprechen den Terminalampullen, welche Wheeler (93) bei *Xiphidium* und *Phyllodromia* beschrieb.

Die Terminalampullen gehen bei *Forficula* aus den ventralen, die rudimentären Extremitäten ausfüllenden, Teilen der Ursegmente hervor. Sie befinden sich unmittelbar vor den früher erwähnten, zu Stinkblasen werdenden Hauteinstülpungen (*Stbl*). Das Ursegmentlumen erhält sich nicht dauernd in den Terminalampullen, sondern ist schon zur Zeit der Umrollung verschwunden. Das Obliteriren des Hohlraumes erfolgt durch Aneinanderlegen der Wandungen und ist insofern ein vorübergehendes, als während der larvalen Entwickelung wieder ein Hohlraum in den Terminalampullen hervortritt.

Den Terminalampullen entsprechende Abschnitte sind selbstverständlich auch an allen vorhergehenden Ursegmentpaaren vorhanden, gehen hier jedoch zu Grunde. Eine Ausnahme machen allein die entsprechenden Ursegmentabschnitte des 7. Abdominalsegmentes, aber merkwürdigerweise auch nur beim Weibchen.

Bei diesem verschwindet in dem angegebenen Segment allerdings gleichfalls die Somitenhöhle, doch erhalten sich nicht allein die betreffenden Ursegmentteile als kolbige Verdickungen ($Term_7$), sondern sie stehen

sogar noch durch einen selbständigen strangförmigen Ausführungsgang mit dem definitiven, zum Ovidukt werdenden Ausführungsgang in Verbindung.

Wie dies Fig. 34 erkennen lässt, ist daher der Ausführungsgang des Weibchens zur Zeit der Umrollung gegabelt. Der eine (schwächere) Gabelast geht zur Ampulle des 7., der andere (stärkere) zur Ampulle des 10. Abdominalsegmentes. Die Gabel selbst befindet sich im 7. Segment.

In etwas späteren Stadien, nach dem Heraufrücken des Genitalapparates zur Dorsalseite, wird die Gabelung noch deutlicher. Der schwächere Ast reicht dann nicht mehr bis zur Geschlechtsanlage, sondern stellt einen Seitenzweig des Oviduktes dar (Fig. XXIII).

Im weiteren Entwickelungsverlauf, ungefähr dann, wenn das Dorsalorgan in den Dotter aufgenommen wird, verschwindet die Gabelung. Es werden jetzt die am Hinterende des 7. Abdominalsegmentes befindlichen Ampullen, und gleichzeitig mit ihnen die dazu gehörigen Ausführungsgänge rückgebildet.

Beim Männchen ist ein derartiges Verhalten nicht zu beobachten. Hier sind die Vasa deferentia drehrunde Stränge, welche direkt zu dem im 10. Abdominalsegment befindlichen Ampullenpaar führen.

Den Unterschied zwischen beiden Geschlechtern in Bezug auf die Ausführungsgänge sollen die beiden schematischen Zeichnungen veranschaulichen.

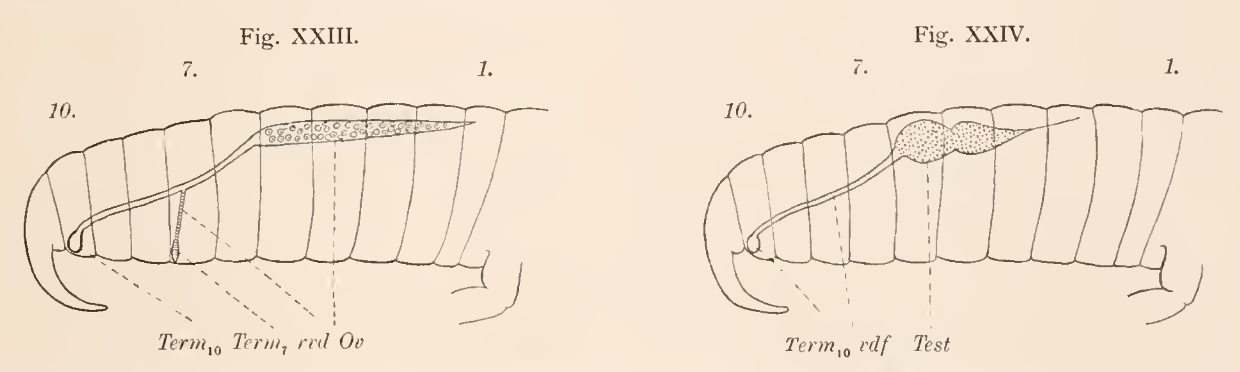


Fig. XXIII. Die Geschlechtsausführungsgänge eines weiblichen Embryo von *Forficula*. Die rudimentär bleibenden Teile sind schraffirt. *rvd* = rudimentärer Ausführungsgang. $Term_7$, $Term_{10}$ = Terminalampullen des siebenten und zehnten Abdominalsegmentes. *Ov* = Ovarium. *1.*, *7.*, *10.* = erstes, siebentes, zehntes Abdominalsegment.

Fig. XXIV. Die Geschlechtsausführungsgänge eines männlichen Embryo von *Forficula*. *Test* = Hoden. *vdf* = Vas deferens. Die übrigen Bezeichnungen sind dieselben wie in der vorigen Figur.

Zur Zeit des Auskriechens der jungen Larven stehen beim Männchen wie beim Weibchen die mesodermalen Ausführungsgänge noch nicht mit der Aussenwelt in Verbindung, sondern enden in den geschlossenen Ampullen.

Die ektodermalen Endabschnitte des ausführenden Systemes werden gegen Ende des Embryonallebens angelegt. Sie gehen bei beiden Geschlechtern aus einer unpaaren medianen Einstülpung der Hypodermis hervor, welche sich zwischen die beiden, nunmehr etwas nach vorn gerückten Ampullen einsenkt. Die genannte Einstülpung befindet sich im Bereiche des 9. Abdominalsegmentes und ist an dem in Fig. 44 (*ektd*) abgebildeten Medianschnitt zu erkennen.

2. *Gryllus*.

a) Die Entwickelung der Geschlechtsdrüsen.

Oben wurde gezeigt, dass die Genitaldrüse von *Gryllus* am hintersten Ende des Keimstreifens angelegt wird, indem dort von der Geschlechtsgrube aus (Fig. 66, 74 *Ggr*) zahlreiche Fortpflanzungszellen ins Innere wandern.

Nach vollzogener Einwanderung verstreicht die Geschlechtsgrube völlig, und keine Spur erinnert mehr an die frühere, ziemlich tiefe Einsenkung. Die von der Oberfläche abgeschnürte Genitalanlage bildet jetzt einen kleinen längsovalen Körper, der sich in der Medianlinie befindet, und dessen Zellen sich bei *Gryllus campestris* durch ihre hellere Färbung und ihre grossen, mit deutlichem Chromatingerüst und

centralem Nucleolus versehenen Kerne leicht von den Mesodermzellen unterscheiden lassen. Bei dem genannten Insekt ist es daher nicht schwer, den weiteren Entwickelungsverlauf dieser Zellen genau festzustellen.

Bereits bei beginnender Einkrümmung des Keimstreifens war die Genitalanlage an die Dorsalseite des Eies gelangt, und zwar befand sie sich dort in geringer Entfernung vom hinteren Eipol (Fig. 74). Schreitet die früher beschriebene dorsale Krümmung des Keimstreifens weiter fort, so bleibt die Geschlechtsanlage an ihrem Platze, während das Hinterende des Abdomens sich über sie hinwegschiebt. Geht die Krümmung des Keimstreifens noch weiter, so gleitet auch die vordere Partie des Abdomens über die Stelle hinweg, an welcher die Genitalzellen liegen. In diesem Moment scheint auf noch nicht näher zu bestimmende Weise eine Art Fixirung stattzufinden, dergestalt, dass die Genitalanlage an den vorderen Abdominalabschnitt angeheftet wird. Mit diesem bleibt sie von nun an in dauerndem Zusammenhange.

Fig. 89 zeigt einen Sagittalschnitt, welcher die betreffenden Verhältnisse veranschaulichen mag. Der Keimstreifen hat sich bereits zur Hälfte um den hinteren Eipol herumgekrümmt, der Abdominalteil ist dadurch auf die Dorsalseite des Eies gelangt. Am hinteren Pol hat sich bereits Dotter zwischen Amnion und Serosa eingeschoben, ein Process, welcher bekanntlich später zum völligen Einsinken des ganzen Keimstreifens in den Nahrungsdotter führt. Man sieht die Gruppe von Geschlechtszellen (*Gna*), welche sich den Mesodermzellen der vorderen Abdominalpartie angeschmiegt und sich zum Teil zwischen sie eingedrängt haben.

Einen Querschnitt durch einen weiter entwickelten Keimstreifen von *Gryllus campestris* gebe ich in Fig. 75 wieder. In diesem Stadium hatte sich der Körper bereits in seiner ganzen Länge in den Dotter eingesenkt. Die ersten Spuren von Ursegmenten waren in seiner vorderen Partie (Kopf, Thorax) aufgetreten, während hinten die Mesodermzellen noch ganz regelmässig in einer e i n z e l l i g e n Schicht unter dem Ektoderm liegen. Die Genitalanlage befindet sich im vorderen, noch unsegmentirten Abdominalteil, ihre Zellen (*gz*), die sich ohne Schwierigkeit von den Mesodermzellen (*mes*) unterscheiden lassen, füllen, wie man sieht, beinahe die ganze Konkavität des an dieser Stelle auf dem Querschnitt etwa hufeisenförmigen Keimstreifens aus.

Untersucht man die entsprechenden Entwickelungsstadien von *Gryllus domesticus*, so findet sich stets an genau derselben Stelle im vorderen Abdominalteil ein kleines Zellhäufchen, dessen Bestandteile sich jedoch in keiner Weise von den gewöhnlichen Mesodermzellen unterscheiden lassen (Fig. 76). Es kann keinem Zweifel unterliegen, und wird vor allem auch durch den späteren Entwickelungsverlauf bestätigt, dass wir in diesem Zellenhäufchen ebenfalls die Geschlechtsanlage vor uns haben. Die Zellen derselben nehmen aus der am hinteren Ende der Embryonalanlage befindlichen Geschlechtsgrube (siehe pag. 7) ihren Ursprung. Sie haben sich in diesem Stadium noch nicht differenzirt, sondern gewinnen bei *Gryllus domesticus* erst später die charakteristischen Eigentümlichkeiten von Genitalzellen.

Zur Erläuterung gebe ich noch die Abbildung eines Keimstreifens von *Gryllus dom.* (Fig. 77). Sie bezieht sich auf annähernd dasselbe Stadium, welches in Fig. 89 von *Gryllus camp.* im Sagittalschnitt abgebildet wurde. In der Medianlinie zeigt sich dorsal eine nicht weiter differenzirte Verdickung (*Gna*) in der sonst einzelligen Mesodermschicht: die Genitalanlage.

Im Laufe der weiteren Entwickelung kommen die Ursegmente auch im Abdominalteile zur Ausbildung, und es teilt sich sowohl bei *Gryllus camp.* wie *dom.* das median gelegene Häufchen von Geschlechtszellen in zwei gleiche Hälften. Bei *Gryllus dom.* differenziren sich die Genitalzellen in diesem Zeitpunkt. Sie gewinnen eine bedeutendere Grösse im Vergleich zu den Mesodermzellen. Ihre Kerne färben sich von jetzt an auffallend schwach und enthalten das in charakteristischer Weise scharf ausgeprägte Chromatingerüst. In ihrem Aussehen gleichen die Zellen jetzt ganz den Fortpflanzungszellen von *Gryllus camp.*

Bei beiden Formen schieben sich nunmehr die Geschlechtszellen in die dorsalen Wände des 2. und 3. Abdominalsegmentes ein.

Diesen Vorgang veranschaulicht Fig. 79. Sie gehört einem Embryo von *Gryllus dom.* an. Infolge der Caudalkrümmung wurde der Keimstreifen zweimal getroffen. Der Schnitt wurde etwas schief geführt, so dass die Genitalzellen nur auf der einen Seite sichtbar sind.

Die einwandernden Geschlechtszellen werden in den Ursegmenten von Mesodermzellen eingehüllt, welche in das spätere Follikelepithel übergehen.

Die Zellen des letzteren sind in einem etwas späteren Stadium (Fig. 84) schon deutlich erkennbar, sie befinden sich an der lateralen, gegen das Cölom (*cöl*) gewendeten Seite der Geschlechtsanlage (*Gna*). Gegen Ende der Embryonalzeit zerfällt die weibliche Geschlechtsdrüse in eine Anzahl von Eiröhren, und zwar vollzieht sich dieser Vorgang ganz nach dem für *Phyllodromia* von mir (91) beschriebenen Typus.

Die männliche Genitalanlage stellt zu dieser Zeit noch einen kompakten, länglich-ovalen Körper dar.

Sowohl beim Weibchen wie beim Männchen gehen von dem vorderen Ende der Geschlechtsdrüse starke, fixirende Stränge aus. Dieselben entstehen aus der sog. Endfadenplatte, welche ihrerseits wiederum den vor dem 2. und 3. Abdominalsegment befindlichen visceralen Ursegmentabschnitten ihren Ursprung verdankt.

b) Die Entwickelung der Ausführungsgänge.

Wiewohl die Geschlechtszellen von *Gryllus* nur im 2. und 3. Abdominalsegment in die visceralen Ursegmentwände einwandern, so werden doch auch in den weiter hinten folgenden Segmenten die betreffenden Wandabschnitte zum Aufbau der Geschlechtsdrüse verwendet. Aus ihnen gehen die strangförmigen Anlagen der (mesodermalen) Ausführungsgänge hervor.

Letztere enden in ähnlichen Terminalampullen, welche ich oben bereits für *Forficula* beschrieb. Es entstehen dieselben auch bei *Gryllus* durch Umwandelung von Ursegmentabschnitten, nur bleibt in ihnen im Gegensatz zu *Forficula* das ursprüngliche Cölom bis gegen das Ende der Embryonalzeit dauernd erhalten. Erst dann platten sich die Ampullen mehr und mehr ab, ihr Lumen wird dadurch immer enger und stellt zuletzt einen schmalen Schlitz dar, der beim Männchen kaum noch nachzuweisen ist.

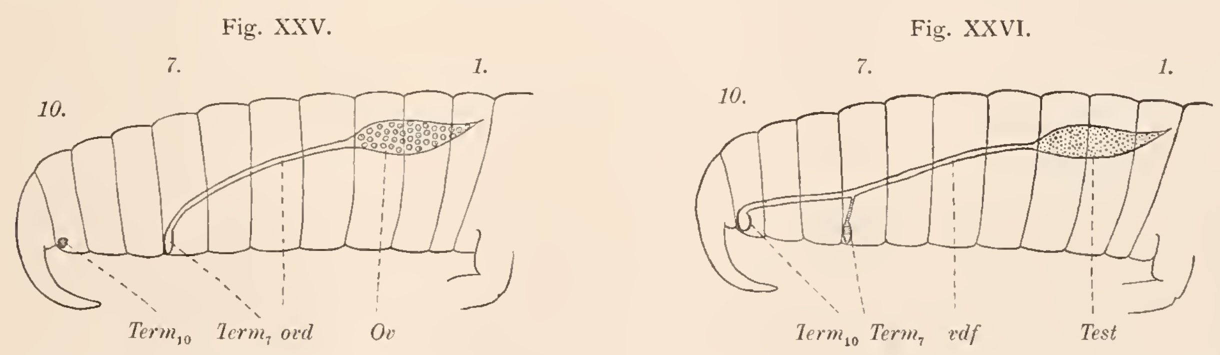


Fig. XXV. Die Geschlechtsausführungsgänge eines weiblichen Embryo von *Gryllus*. Die rudimentär bleibenden Teile sind schraffirt. *Ov* = Ovarium. *ovd* = Oviduct. $Term_7$, $Term_{10}$ = Terminalampullen des siebenten, zehnten Abdominalsegmentes. *1.*, *7.*, *10.* = erstes, siebentes, zehntes Abdominalsegment.

Fig. XXVI. Die Geschlechtsausführungsgänge eines männlichen Embryo von *Gryllus*. *Test* = Hoden. *vdf* = Vas deferens. Die übrigen Bezeichnungen sind dieselben wie in der vorigen Figur.

Die Terminalampullen befinden sich bei *Gryllus* im weiblichen Geschlecht am Hinterende des 7., im männlichen am Hinterende des 10. Abdominalsegmentes. Im letzteren Falle sind sie weit grösser und daher auch leichter aufzufinden.

Beim Männchen entwickelt sich ein weiteres, allerdings viel kleineres Ampullenpaar im 7. Abdominalsegment, welches anfänglich noch jederseits durch einen sehr dünnen Verbindungsstrang mit dem zum Vas deferens werdenden Ausführungsgange in Verbindung steht. Dieses Ampullenpaar bildet sich mit den zugehörigen Verbindungssträngen später zurück (Fig. XXVI).

Im weiblichen Geschlecht erhält sich ebenfalls eine Zeit hindurch ein Ampullenpaar im 10. Abdominalsegment. Es besitzt dasselbe aber keine Verbindung mit dem Ovidukt und geht später gleichfalls zu Grunde (Fig. XXV).

Nach vollzogener Umrollung, wenn die Umwachsung des Dotters beginnt, kann man beobachten, dass von den Ausführungsgängen in segmentaler Anordnung zarte Stränge zur Ventralseite ziehen. Sie sind bis zur Hypodermis zu verfolgen. Ob an letzterer eine thatsächliche Insertion stattfindet, mag dahingestellt bleiben, meist verlieren sich die Stränge lateral von den ventralen Längsmuskelzügen in der Anlage des Fettkörpergewebes.

Ein derartiger Strang aus der vorderen Partie der Geschlechtsanlage ist nach einem Querschnitt durch den Abdominalteil in Fig. 84 (*rvd*) abgebildet.

Die Entstehung dieser Stränge habe ich ihrer geringen Grösse wegen nicht verfolgen können. Man wird sie möglicherweise als ehemalige Verbindungsstränge zu abortiv gewordenen Ampullenpaaren aufzufassen haben.

Die oben beschriebenen rudimentären Ampullen sind bei *Gryllus* in beiden Geschlechtern verhältnismässig nur wenig entwickelt, wenn wir sie mit den entsprechenden Gebilden von *Forficula* und den Blattiden vergleichen. Ueberhaupt sind die ersten Anlagen der Ausführungsgänge ziemlich zart und fein, und die Grillen können daher nicht als sehr günstige Objekte für das Studium derselben angesehen werden.

Zur Zeit des Ausschlüpfens der Embryonen zeigt sich bereits beim Männchen die Anlage des unpaaren Endabschnittes der Ausführungsgänge. Die Ampullen befinden sich jetzt nicht mehr im 10., sondern im 9. Abdominalsegment, und zwar ist diese Lageveränderung im wesentlichen durch die Verschmelzung der hintersten Abdominalsegmente veranlasst worden, bei welchem Vorgange ja auch die Bauchganglienkette nach vorn rückt.

Am Hinterende des 9. Segmentes ist nun in diesem Stadium eine mediane Hauteinstülpung entstanden, an deren Spitze die blind geschlossenen Ampullen angeheftet sind. Die unpaare Einstülpung ist die Anlage des Ductus ejaculatorius (Fig. 91 *ektd*).

Beim Weibchen habe ich zu dieser Zeit von der Vagina noch keine Spur gefunden. Die Ampullen bei letzterem liegen noch unverändert im 7. Abdominalsegmente rechts und links der Hypodermis an.

3. Blattiden.

a) Die Entwickelung der Geschlechtsdrüsen.

Periplaneta.

Im Gegensatz zu *Forficula* und *Gryllus* erhält sich bei *Periplaneta* kein Zusammenhang zwischen den von der Geschlechtsgrube einwandernden Genitalzellen. Es kann sich demgemäss hier keine kompakte Geschlechtsanlage entwickeln, sondern einzeln und unabhängig voneinander wandern die Geschlechtszellen vom hinteren Körperende aus in die weiter vorn befindlichen Segmente ein (Fig. 51).

Aehnlich wie in gewissen Stadien von *Forficula* scheint die Fortbewegungsart der Zellen hierbei eine amöboide zu sein, es kann dies wenigstens aus den zahlreichen Gestaltsveränderungen der Geschlechtszellen geschlossen werden, die bald rundlich, bald langgestreckt sind oder lappige Fortsätze aussenden.

Im allgemeinen haben die Geschlechtszellen gleich von vornherein das Bestreben, in die lateralen Teile des Keimstreifens hineinzurücken und dort rechts und links über die Mesodermzellen sich hinwegzuschieben. Es schliesst dies aber nicht aus, dass einzelne Geschlechtszellen am Hinterende zunächst noch in der Medianlinie verbleiben, dass andere zwischen die Mesodermzellen eindringen und damit in die Mesodermschicht selbst gelangen, oder dass selbst Geschlechtszellen in die oberflächlichen Partien des Nahrungsdotters zwischen die Dotterballen sich verirren.

Fig. 61 stellt einen Sagittalschnitt durch einen jugendlichen Keimstreifen dar, welcher von den Keimhüllen noch nicht vollständig überwachsen ist. Die Geschlechtsgrube ist in diesem Stadium schon gänzlich verschwunden. Die eingewanderten Geschlechtszellen (*gz*) liegen noch in grösserer Anzahl beisammen und befinden sich zwischen Keimstreifen und Dotteroberfläche.

Ein etwas späteres Stadium, in welchem die Geschlechtszellen bereits auf der Wanderung nach vorn begriffen sind, zeigt Fig. 62. Die Mesodermschicht ist im Abdominalteil noch ungegliedert, zwischen ihr und dem Dotter sind mehrere Genitalzellen anzutreffen.

Im weiteren Entwickelungsverlauf tritt die bekannte Einkrümmung des Hinterendes zwischen dem 7. und 8. Abdominalsegment ein (Caudalkrümmung). Die Segmentirung erstreckt sich dann auch auf das Abdomen, und zwar ordnen sich dort die Mesodermzellen zunächst in Segment für Segment sich wiederholenden Gruppen an. Fast sämmtliche Genitalzellen befinden sich jetzt vor der Umbiegungsstelle des Abdomens, sie sind somit vom Körperende bis ins 7. Segment, resp. von dort noch weiter nach vorn gewandert. Nur ganz vereinzelte Geschlechtszellen trifft man noch in den letzten Körpersegmenten an und kann sie dort auch gelegentlich selbst in späteren Entwickelungsstadien bemerken.

Es macht sich eine gewisse Regelmässigkeit in der Verteilung der Geschlechtszellen geltend, indem dieselben die Neigung haben, sich intersegmental anzuordnen und zwischen die erwähnten Mesodermgruppen einzudringen (Fig. 63 *gz*).

Deutlicher tritt diese Anordnung noch nach Ausbildung der Ursegmente hervor, wo dann stets grössere Ansammlungen von Geschlechtszellen keilförmig zwischen zwei benachbarte Cölomsäckchen sich einzuschieben pflegen.

Später verteilen sich die Geschlechtszellen wieder gleichmässiger und legen sich dann in jeder Körperhälfte, eine dichte Schicht bildend, an die visceralen Ursegmentwände des 2.—7. Abdominalsegmentes. Hiernach dringen sie dann plötzlich in die betreffenden Wandteile ein und bilden zusammen mit den Zellen der letzteren (Epithelzellen) die paarigen Geschlechtsanlagen.

Die weitere Entwickelung der letzteren soll hier nicht näher beschrieben werden. Es gelangt in der Folge beim Männchen auf jeder Körperseite eine grössere Anzahl von Hodenfollikeln zur Ausbildung, während beim Weibchen die Geschlechtsanlage jederseits in 8 Eiröhren zerfällt.

Phyllodromia.

Es ist nicht uninteressant, die Anlage der Geschlechtsdrüsen von *Phyllodromia* mit derjenigen von *Periplaneta* zu vergleichen.

Für die erstere Form hatte ich in einer früheren Arbeit (91) den Nachweis geführt, dass die Geschlechtszellen aus Mesodermzellen hervorgehen, welche teils vor, teils nach der Bildung der Ursegmente sich differenziren.

Dass am hintersten Ende des Keimstreifens von *Phyllodromia* eine längliche, in der Medianebene befindliche kleine Einsenkung vorhanden ist, wurde bereits in einem früheren Kapitel (pag. 13) geschildert. Die letztere tritt auf, wenn sich die hintere Amnionfalte erhebt, und von ihrem Boden geht eine lebhafte Einwanderung von Zellen vor sich. Die oben beschriebene Geschlechtsgrube von *Periplaneta* liegt auch am hintersten Ende des Keimstreifens, sie kommt gleichfalls zum Vorschein, sobald die hintere Amnionfalte sich erhebt, und von ihr aus wandern zahlreiche Geschlechtszellen in das Innere ein.

Es liegt gewiss nahe, beide Bildungen miteinander zu vergleichen und die Einsenkung bei *Phyllodromia* daraufhin ebenfalls als Geschlechtsgrube zu deuten, wenngleich bei der letzteren Form die einwandernden Zellen sich in keiner Weise noch als Geschlechtszellen erkennen lassen, vielmehr ganz das Aussehen der eigentlichen Mesodermzellen besitzen (Fig. 55 *gz*). Der Umstand, dass die mutmassliche Geschlechtsgrube von *Phyllodromia* sehr viel kleiner und nicht so deutlich ausgeprägt ist, wie die Geschlechtsgrube bei *Periplaneta*, wird gewiss nicht als stichhaltiger Gegengrund betrachtet werden dürfen. Zu Gunsten des Vergleiches fällt andererseits die Thatsache sehr ins Gewicht, dass von der Einsenkung bei *Phyllodromia* eine Einwanderung von Zellen nach vorn hin stattfindet. Diese Art der Wanderung wurde bereits von Wheeler (89) richtig erkannt, sie findet ein völliges Analogon in der Wanderung der Geschlechtszellen von *Periplaneta* nach der entsprechenden Richtung.

Da auch der weitere Entwickelungsverlauf bei *Phyllodromia* mit dem von *Periplaneta* sich in jeder Beziehung in vollstem Einklang befindet, und da wir ferner sahen, dass auch bei *Gryllus camp.* und *dom.* eine ähnliche Parallele hinsichtlich der frühzeitigen resp. späten Differenzirung der Geschlechtszellen sich

findet, wie hier bei den beiden Blattiden, so nehme ich keinen Anstand, auch bei *Phyllodromia* jetzt die Geschlechtszellen von der am hintersten Ende des Keimstreifens vorhandenen Einsenkung, die dann als Geschlechtsgrube bezeichnet werden muss, abzuleiten.

Wir werden anzunehmen haben, dass die Genitalzellen von *Phyllodromia*, welche anfangs in ihrem Aeusseren mit Mesodermzellen übereinstimmen, gerade wie bei *Periplaneta*, sich teils zwischen den Mesodermzellen, teils über sie hinweg nach vorn bewegen, nur geht eben bei ersterem Insekt die Wanderung der Geschlechtszellen gewissermassen, ich möchte sagen incognito vor sich. Differenziren sich später solche Zellen und gewinnen sie die typischen Charaktere von Geschlechtszellen, so hat man natürlich dann einen scheinbaren mesodermalen Ursprung der letzteren vor Augen, wie ich ihn seiner Zeit beobachtete und demgemäss beschrieb (90, 91).

Die später erfolgende intersegmentale Verteilung der Geschlechtszellen, welche ich damals schon hervorhob, stimmt wieder in jeder Beziehung mit der gleichen Anordnung der Genitalzellen von *Periplaneta* überein [1]).

Bei *Phyllodromia* entwickeln sich aber noch nicht einmal sämmtliche Genitalzellen vor der Ausbildung der Ursegmente, sondern ein Teil von ihnen, der noch ganz die Charaktere der Mesodermzellen beibehält, bleibt im Verbande der letzteren und wird in die epitheliale Wandschicht der Cölomsäckchen mit eingeschlossen.

Tritt dann später auch bei diesen Zellen die Differenzirung ein, so rücken sie aus der Wand heraus und müssen durch das Lumen des Ursegmentes hindurch zur visceralen Wand wandern, sofern sie nicht bereits in unmittelbarer Nähe der letzteren entstanden waren. Diesen Prozess habe ich seiner Zeit ausführlich geschildert, wie ich auch die weitere Entwickelung der Genitalanlagen von *Phyllodromia* bereits an anderer Stelle (91) dargelegt habe.

b) Die Entwickelung der Ausführungsgänge.

Es mögen noch einige Worte über die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen bei den Blattiden hier Platz finden.

Die Entstehung derselben braucht an dieser Stelle keine Berücksichtigung mehr zu finden, da ich dieselben bereits früher für *Phyllodromia* (91) beschrieben habe.

Die oben erwähnten eigentümlichen, kolbigen Endabschnitte der mesodermalen Ausführungsgänge, die sog. Terminalampullen, sind auch bei den Blattiden vorhanden. Hinsichtlich ihrer Entstehung aus den ventralen, ursprünglich in den Extremitäten befindlichen Ursegmentabschnitten bieten sie nichts Abweichendes von dem bei *Forficula* und *Gryllus* zu beobachtenden Verhalten dar.

Hervorzuheben ist, dass bei beiden Geschlechtern das ursprüngliche Cölom in den (definitiven) Terminalampullen dauernd erhalten bleibt.

---

1) Die früher von mir gemachte Angabe, dass die Geschlechtszellen von *Phyllodromia* sich zum Teil schon vor der Gliederung des Mesoderms in Ursegmente differenziren, hat mir eine Kritik von seiten WHEELER's (93) zugezogen, welcher den Verdacht äussert: „that HEYMONS has mistaken the young vitellophags for sexual cells, notwithstanding his assertion to the contrary".

Die damalige Schilderung ist indessen von mir in aller Gewissenhaftigkeit auf Grund von durchweg gut konservirten Präparaten gegeben worden, ich kann mich daher nicht nochmals auf eine Beweisführung einlassen. Die noch frühzeitigere Differenzirung der Geschlechtszellen bei *Periplaneta* dürfte übrigens am überzeugendsten für die Richtigkeit meiner Beobachtungen sprechen.

Ein anderer strittiger Punkt besteht noch in der Verteilung der Geschlechtszellen. Während ich im 1 Abdominalsegment von *Phyllodromia* solche nicht antreffen konnte, hat sie WHEELER für dieses Segment beschrieben.

Auch jetzt vermag ich zwar nicht in diesem Segmente die betreffenden Zellen aufzufinden, möchte aber keinen Wert auf diesen Widerspruch legen, denn gerade meine gegenwärtigen Untersuchungen haben gezeigt, dass die Geschlechtszellen bei den verschiedenen Insekten in verschiedene Abdominalsegmente einwandern. Es dürfte daher gar nicht ausgeschlossen sein, dass in dieser Hinsicht auch individuelle Abweichungen bei den einzelnen Embryonen gelegentlich vorkommen mögen.

Periplaneta.

Bei *Periplaneta* erstrecken sich im reifen weiblichen Embryo die Ovidukte bis ins 7. Abdominalsegment, an dessen Hinterende sie in die Terminalampullen übergehen, welche ihrerseits sich an die Hypodermis ansetzen.

Im entwickelten männlichen Embryo reichen dagegen die Vasa deferentia bis ins 10. Abdominalsegment. Die in letzterem vorhandenen Terminalampullen sind etwas grösser, dickwandiger und umschliessen einen umfangreicheren Hohlraum als die Ampullen des weiblichen Geschlechtes.

Bei jugendlichen Embryonen, bald nach dem Sprengen der Embryonalhüllen ist das Verhalten indessen ein anderes.

Es reicht nämlich bei den männlichen Individuen der ursprünglich angelegte Ausführungsgang noch nicht bis ins 10. Segment, sondern endet schon im 7., und zwar in einem Ampullenpaar, welches hinsichtlich seiner Grösse und seines Habitus vollständig den definitiven Ampullen der Weibchen in demselben Segmente gleicht.

Fig. 64 ist einer Schnittserie durch die hintere Körperpartie entnommen. Es sind im 7. Abdominalsegment die hintersten Enden der Ausführungsgänge getroffen, die in das soeben erwähnte, mit deutlichem Hohlraum versehene Ampullenpaar (*Term*$_7$) übergehen. Die Verbindung der Ampullen mit der Hypodermis, welche noch vorhanden ist, war auf dem betreffenden Schnitte nicht zu sehen.

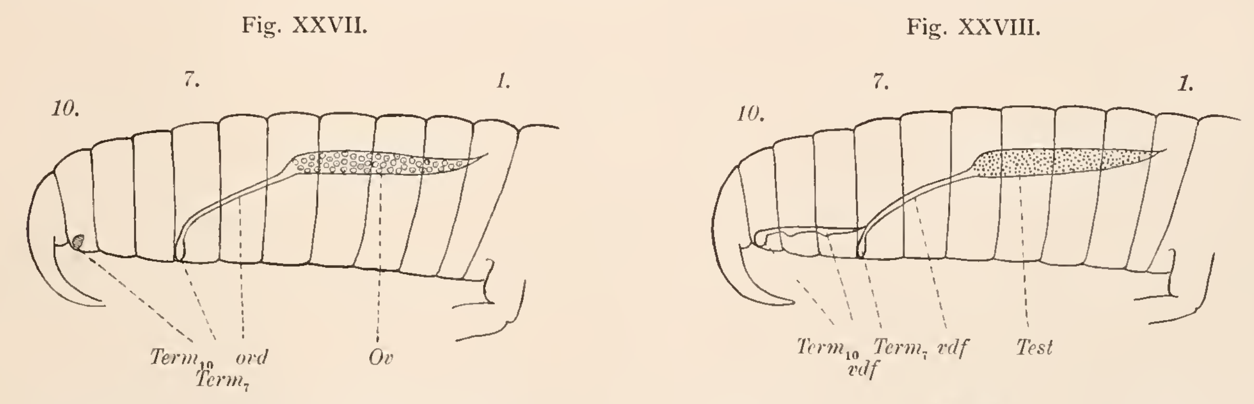


Fig. XXVII. Die Geschlechtsausführungsgänge eines weiblichen Embryo von *Periplaneta*. Die rudimentär bleibenden Teile sind schraffirt. *Ov* = Ovarium. *ovd* = Ovidukt. *Term*$_7$, *Term*$_{10}$ = Terminalampullen des siebenten und zehnten Abdominalsegmentes. *1.*, *7.*, *10.* = erstes, siebentes, zehntes Abdominalsegment.

Fig. XXVIII. Die Geschlechtsausführungsgänge eines männlichen Embryo von *Periplaneta*. *Test* = Hoden. *vdf* = Vas deferens. Die übrigen Bezeichnungen sind dieselben wie in der vorigen Figur.

In diesem Stadium ist bei den männlichen Embryonen aber auch in den weiter hinten folgenden Segmenten (8.—10. Abdominalsegment) der definitive Endabschnitt des Ausführungsganges (Vas deferens) bereits angelegt.

Letzterer beginnt am Vorderende des 8. Abdominalsegmentes, wo er aber mit den oben genannten Ampullen des 7. Segmentes nicht in Verbindung steht, er erstreckt sich durch das 9. und 10. Segment hindurch und endet am Hinterende des letzteren auf jeder Körperseite in einer (definitiven) Terminalampulle.

Die beigegebene schematische Figur XXVIII mag dieses eigenartige Verhalten erläutern.

Im 8. und 9. Abdominalsegment weist der eben beschriebene Teil des Ausführungsganges deutlich hervortretende Anschwellungen auf. Ihrer Lage nach zu urteilen, haben wir in diesen ohne Zweifel Ueberreste von Ampullenpaaren vor uns, welche hier gerade wie im 7. und 10. Segment angelegt wurden, und nur sehr frühzeitig in die Anlage des Ausführungsganges eingeschmolzen sind.

Später nehmen die Keimdrüsen und mit ihnen die Ausführungsgänge eine mehr dorsale Lagerung ein. Die beim Männchen im 7. Abdominalsegment angelegten Ampullen bekommen jetzt eine langgestreckte, spindelförmige Gestalt und werden in das Innere des Körpers eingezogen. Hierbei lösen sie sich natürlich

von der Hypodermis los, stehen aber anfänglich, indem sie sich zurückziehen, noch mit letzterer durch einen fadenförmigen Verbindungsstrang in Zusammenhang.

Gleichzeitig damit tritt eine Verwachsung ein zwischen dem im 8.—10. Segment befindlichen Ausführungsgang und den ins Innere gelangten Ampullen des 7. Abdominalsegmentes.

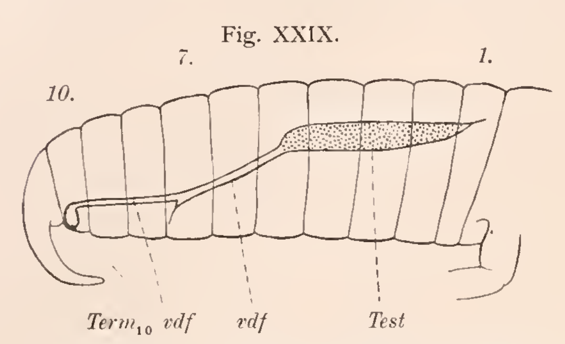


Fig. XXIX. Die Geschlechtsausführungsgänge eines männlichen Embryo von *Periplaneta*. Etwas älteres Stadium wie in Fig. XXVIII. Die Bezeichnungen sind dieselben.

Das Vas deferens zieht hierauf also in jeder Körperhälfte kontinuirlich von der Geschlechtsdrüse bis ins 10. Segment. Im 7. Abdominalsegment besitzt es noch längere Zeit hindurch eine dem dort eingeschmolzenen Ampullenteil entsprechende starke Verdickung. Der von hier anfangs zur Hypodermis ziehende feine Strang (vergl. die nebenstehende Fig. XXIX) wird später rückgebildet.

Sehr viel einfacher ist das Verhalten im weiblichen Geschlecht, bei welchem die Ovidukte im 7. Abdominalsegment in den dort befindlichen definitiven Terminalampullen endigen. Ausser den letzteren trifft man in jugendlichen Stadien noch ein weiteres Ampullenpaar im 10. Segmente an (Fig. XXVII). Anlagen von Ausführungsgängen auch im 9. und 8. Segmente habe ich aber nicht nachweisen können. Das rudimentäre Ampullenpaar des 10. Abdominalsegmentes wird später aufgelöst.

Phyllodromia.

Ganz ähnlich wie bei den männlichen Embryonen von *Periplaneta* liegen die Verhältnisse auch bei dem gleichen Geschlechte von *Phyllodromia*.

Auch hier endigt jedes Vas deferens zur Zeit, wenn die Embryonalhüllen einreissen, in einer Ampulle, die im 7. Abdominalsegmente sich befindet. Im 8. und 9. Segmente ist gleichfalls schon ein Ausführungsgang (Endabschnitt des Vas deferens) vorhanden, und zwar reicht derselbe hinten bis zur Terminalampulle des 10. Abdominalsegmentes (Fig. XXXI).

Bei etwas älteren Embryonen sind die im 7. und 8. Abdominalsegment angelegten Stücke des Vas deferens verwachsen. Die Vasa deferentia sind alsdann gegabelt; der eine, und zwar der stärkere Ast der Gabel, reicht bis zu den Terminalampullen des 10. Abdominalsegmentes, der andere Ast, welcher sehr viel dünner ist, führt zu den kleineren Ampullen des 7. Segmentes.

Die Ampullen dieses Segmentes werden aber nicht, wie bei *Periplaneta*, in den Körper aufgenommen, sondern gehen bei *Phyllodromia* mitsammt der zu ihnen gehörigen Strecke des Ausführungsganges (dünner Gabelast) zu Grunde [1]).

---

1) Die eigenartige Anlage der Vasa deferentia bei den männlichen Embryonen von *Phyllodromia* habe ich bereits seiner Zeit in einer vorläufigen Mitteilung (90) erwähnt. In letzterer hatte ich mich höchstens insofern inkorrekt ausgedrückt, als ich sagte, dass der definitive Endteil des Vas deferens im 8. und 9. Segment nachträglich angelegt würde. Die Anlage desselben findet aber in Wirklichkeit zu derselben Zeit, oder doch nur sehr wenig später statt.

Die damals von mir in Kürze mitgeteilte Beobachtung ist von Wheeler (93) angezweifelt worden.

Es hat Wheeler die Ausführungsgänge hauptsächlich bei *Xiphidium* untersucht und bei dieser Form ein beinahe entgegengesetztes Verhalten angetroffen. Hier finden sich nämlich rudimentär bleibende Ampullen und zu Grunde gehende Anlagen von Ausführungsgängen nur beim Weibchen im 10. Abdominalsegmente vor. Beim Männchen hingegen ist nichts davon zu bemerken, sondern die Vasa deferentia führen sogleich zu den definitiven Ampullen des 10. Segmentes.

Wheeler, welcher auch für *Phyllodromia* ähnliche Angaben macht, vermutet daraufhin, dass ich hinsichtlich des Geschlechtes der von mir untersuchten *Phyllodromia*-Embryonen mich geirrt haben müsse.

Gerade ein solcher Einwand würde mir nun aber um so schwerer zum Vorwurf gemacht werden müssen, als ich damals die Geschlechtsdrüse selbst zum eigentlichen Gegenstand meiner Untersuchung gemacht hatte, und weil ferner gerade bei *Phyllodromia* die männlichen Individuen an den vier charakteristischen Hodenfollikeln, welche zwischen dem rudimentär bleibenden oder weiblich sich differenzirenden Teil der Geschlechtsdrüse hervortreten, schon sehr frühzeitig zu erkennen sind.

Meine damals für *Phyllodromia* gegebene Schilderung muss ich aufrecht erhalten, und es hat dieselbe überdies durch meine jetzigen Ergebnisse an *Periplaneta* eine vollkommene Bestätigung erhalten.

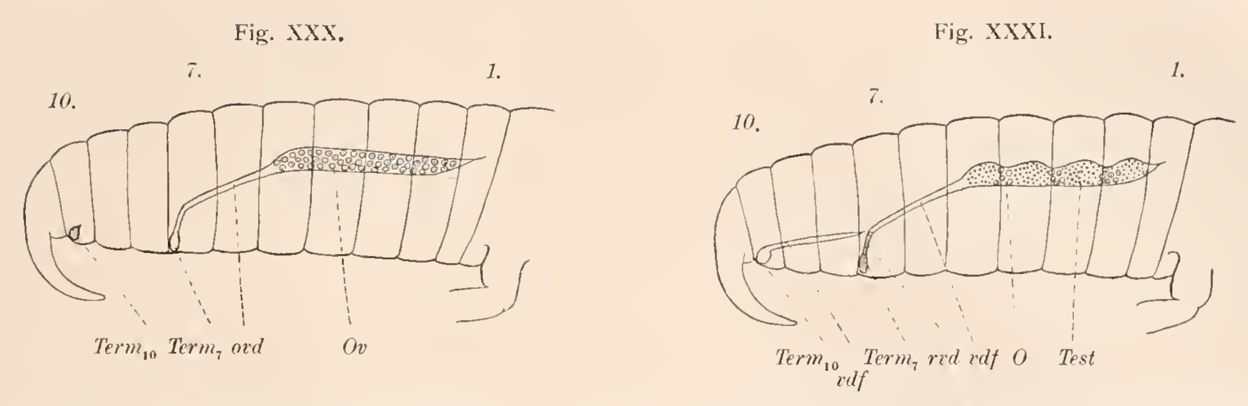


Fig. XXX. Die Geschlechtsausführungsgänge eines weiblichen Embryo von *Phyllodromia*. Die rudimentär bleibenden Teile sind schraffirt. *Ov* = Ovarium. *ovd* = Ovidukt. $Term_7$, $Term_{10}$ = Terminalampullen des siebenten und zehnten Abdominalsegmentes. *1.*, *7.*, *10.* = erstes, siebentes, zehntes Abdominalsegment.

Fig. XXXI. Die Geschlechtsausführungsgänge eines männlichen Embryo von *Phyllodromia*. *O* = Eizellen in der männlichen Geschlechtsdrüse. *rvd* = rudimentärer Ausführungsgang. *Test* = Hoden. *vdf* = Vas deferens.

Das Verhalten der weiblichen Embryonen von *Phyllodromia* ist dasselbe wie bei denen von *Periplaneta* (Fig. XXX).

II. Ueber den Ursprung der Geschlechtszellen bei den Insekten.

Die Frage nach der Entstehung der Geschlechtszellen bei den Insekten schien in den letzten Jahren eine befriedigende Lösung gefunden zu haben.

Fast sämmtliche Untersuchungen, welche auf diesen Gegenstand gerichtet waren, hatten zu dem übereinstimmenden Ergebnis geführt, dass die Geschlechtsdrüsen der Insekten aus Wucherungen oder Verdickungen hervorgehen, die sich an den Wandungen der Cölomsäckchen bilden. Die Geschlechtszellen selbst konnten somit als modificirte Epithelzellen der Leibeshöhle (des Cöloms) betrachtet werden, ihre mesodermale Natur schien über allen Zweifel erhaben.

Ich will hier nicht auf die einschlägige, ziemlich umfangreiche Litteratur eingehen, weil dieselbe eine ausführliche Berücksichtigung bereits in einer früheren Arbeit von mir (91) gefunden hat.

In einem gewissen Gegensatz zu der Mehrzahl der Insekten, für welche die mesodermale Abstammung der Geschlechtszellen sichergestellt zu sein schien, standen nur zwei Gruppen, bei denen man bisher eine abweichende Entstehung der Geschlechtsdrüsen hatte nachweisen können.

Bei den Dipteren nämlich gehen dieselben aus den sog. Polzellen hervor, die sogleich beim Beginn der embryonalen Entwickelung von der gesammten übrigen Masse des Eies abgetrennt werden und dann am hinteren Pole desselben sich vorfinden. Bei diesen Tieren kann demnach von einer Beziehung der Geschlechtsanlage zum Mesoderm oder überhaupt zu den Keimblättern keine Rede sein.

Aehnlich liegen die Verhältnisse bei den Aphiden. Hier treten die Geschlechtsanlagen ebenfalls noch vor der Differenzirung der Keimblätter auf, und zwar gehen sie gleichfalls am hinteren Ende des Eies aus dem Blastoderm hervor.

Das abweichende Verhalten der Dipteren und Aphiden konnte jedoch die erwähnte Anschauung von der mesodermalen Abkunft der Geschlechtszellen bei den Insekten um so weniger beeinflussen, als sowohl bei den Fliegen wie bei den Aphiden die Fortpflanzung sich häufig in eigenartiger und abweichender Weise vollzieht. Rasch folgen bei diesen Insektengruppen die einzelnen Generationen aufeinander, Parthenogenese und Pädogenese sind Erscheinungen, welche nicht selten zur Beobachtung kommen, und es erschien daher gewiss gerechtfertigt, auch die frühzeitige Sonderung der Geschlechtszellen hiermit in Beziehung zu setzen und für eine sekundär erworbene Eigentümlichkeit zu erklären, die lediglich durch die schnelle Vermehrungsweise dieser Tiere bedingt sei.

Für sehr viel wesentlicher musste es gehalten werden, dass gerade bei den relativ niedrig stehenden

und einfach organisirten Orthopteren ein Ursprung der Geschlechtsdrüsen aus der Mesodermschicht beobachtet worden war, und dass damit diese Gruppe hinsichtlich der Bildung der Geschlechtszellen ein Verhalten aufwies, welches ganz mit dem niederer Tierformen in Einklang stand. Auch bei den Anneliden, sowohl den Polychäten wie Oligochäten werden ja bekanntlich die Geschlechtsdrüsen als Wucherungen der epithelialen Leibeshöhlenwandung aufgefasst und in Folge dessen von dem mittleren Blatte abgeleitet.

Auf die Uebereinstimmung in diesem Punkte hatte ich seiner Zeit hingewiesen und die Ansicht ausgesprochen, dass für sämmtliche Insekten eine mesodermale Entstehung der Geschlechtszellen, wenngleich auch oft in modificirter Weise, als wahrscheinlich betrachtet werden dürfe. Allerdings war diese Vermutung nur mit Vorbehalt ausgesprochen, indem ich hervorhob: „Unsere Kenntnis von der Bildung der Insektengenitalien ist noch eine viel zu mangelhafte, als dass sich daraufhin schon sichere Schlüsse ziehen liessen."

Meine damals an *Phyllodromia germanica* gewonnenen Ergebnisse haben mittlerweile eine erfreuliche Bestätigung erfahren durch die Untersuchungen von GRABER (91) an *Stenobothrus*, sowie die von WHEELER (93) an *Xiphidium ensiferum*.

Beide Forscher sind gleichfalls dafür eingetreten, dass die Geschlechtszellen mesodermaler Abstammung sind und an der Wandung der Cölomsäckchen zur Entwickelung gelangen. Namentlich WHEELER hat nicht gezögert, auf Grund dieser Beobachtung sich meinen theoretischen Ausführungen voll und ganz anzuschliessen, indem er ebenfalls die Ansicht vertritt, dass bei den Insekten die Entwickelung der Geschlechtszellen an den einzelnen, metamer aufeinander folgenden Ursegmenten als Rekapitulation von ursprünglich metamer gebauten Geschlechtsdrüsen zu betrachten sei, wie sie mutmasslich den Vorfahren der Insekten zukamen, und wie wir sie auch noch heute bei den jetzt lebenden Anneliden vor Augen haben.

Die in dieser jetzigen Arbeit niedergelegten Beobachtungen, welche sich auf eine Anzahl zum Teil nahe verwandter Formen beziehen, lassen es jedoch nicht mehr als gerechtfertigt erscheinen, von einem wirklich mesodermalen Ursprung der Geschlechtszellen bei den Insekten zu reden.

Wir sahen, dass beim Ohrwurm die Geschlechtsdrüsen am hinteren Ende des Eies von der noch völlig undifferenzirten Blastodermschicht aus zur Anlage kommen. Eine Entstehung der Geschlechtszellen in den Ursegmentwandungen oder überhaupt innerhalb der Mesodermschicht kann hier somit ebensowenig wie bei den Aphiden in Frage kommen. Auch können hier natürlich nicht, wie bei den letzteren Insekten, Gründe geltend gemacht werden, welche eine solche Entstehungsweise der Fortpflanzungsdrüsen als eine nur sekundäre und abgeleitete erscheinen lassen, denn die Forficuliden sind einfach organisirte Formen, die den eigentlichen Orthopteren überaus nahe stehen.

Bei zwei typischen Vertretern der letzteren, bei *Periplaneta orientalis* und *Gryllus campestris*, konnte ich feststellen, dass die Geschlechtszellen nicht aus der Mesodermschicht hervorgehen, sondern dass sie erst nach Anlage der letzteren aus einer am Hinterende gelegenen grubenförmigen Vertiefung hervorgehen. Diese Einsenkung habe ich als Geschlechtsgrube bezeichnet, sie entsteht, während die Geschlechtszellen von der oberflächlichen Schicht aus einwandern. Da man nun die letztere nach vollzogener Abtrennung einer tieferen Zellenlage ganz allgemein als Ektoderm anzusprechen pflegt, so könnte man füglich hier mit bestem Recht von einem ektodermalen Ursprung der Geschlechtsdrüsen reden.

Ich kann hieran anschliessen, dass WOODWORTH in einer kurzen und wenig bekannten, leider auch nicht von Abbildungen begleiteten Mitteilung (89) über die Entwickelungsgeschichte eines Schmetterlings (*Euvanessa Antiopa*) zu ganz ähnlichen Resultaten gelangt ist. Er sagt: „The generation organs thus appear to be produced by an infolding of the ectoderm, or possibly of the blastoderm before the ectoderm is produced, but from a portion which is later to become ectoderm."

Bei zwei den erwähnten Orthopteren nahe verwandten Formen, bei *Phyllodromia germanica* und *Gryllus domesticus*, habe ich ebenfalls eine entsprechende ektodermale Geschlechtsgrube am Hinterende nachgewiesen. Die an dieser Stelle ins Innere gelangenden Zellen hatten indessen noch nicht das Aussehen von Geschlechtszellen, sondern liessen sich zunächst in keiner Weise von gewöhnlichen Mesodermzellen unterscheiden.

Ihr weiteres Schicksal konnte besonders gut bei *Gryllus dom.* verfolgt werden. Hier bilden die von der Geschlechtsgrube einwandernden Pseudomesodermzellen eine kompakte unpaare Genitalanlage,

deren Elemente später, nachdem sie an die Wandungen der mittlerweile angelegten Cölomsäckchen gelangt sind, sich von den Mesodermzellen unterscheiden und das Aussehen von Geschlechtszellen gewinnen.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse nun auch bei *Phyllodromia*. Nur differenzirt sich bei diesem Insekt ein Teil der Geschlechtszellen etwas früher, indem letztere schon vor Anlage der Cölomsäckchen, innerhalb der noch unsegmentirten Mesodermschicht erscheinen.

Bei *Gryllus dom.* und bei *Phyllodromia* haben wir somit anscheinend einen mesodermalen Ursprung der Geschlechtszellen vor Augen, es kann aber gar keinem Zweifel unterliegen, dass bei beiden Insekten es nicht beliebige Mesodermzellen sind, die sich in Geschlechtszellen umwandeln, sondern dass, ganz wie bei den nahe verwandten *Periplaneta* und *Gryllus camp.*, es vielmehr ganz bestimmte Zellen sind, die am Hinterende von der oberflächlichen Schicht aus einwandern und nur erst verhältnismässig spät als wahre Geschlechtszellen erkannt werden können.

Vergleichen wir den Zeitpunkt, in welchem bei den Insekten die Geschlechtszellen zuerst nachzuweisen sind, so ergiebt sich in dieser Beziehung überhaupt ein recht verschiedenartiges Verhalten.

Einen extremen Fall frühzeitiger Differenzirung haben wir bei den Dipteren vor uns, bei denen die Geschlechtszellen die ersten Zellen sind, welche sich von dem befruchteten Ei abtrennen.

Bei *Forficula*, den Aphiden und bei *Euvanessa Antiopa* kommen die Genitaldrüsen schon bald nach vollendeter Blastodermbildung zum Vorschein. Bei *Periplaneta* und *Gryllus camp.* ist die Sonderung zwischen Ektoderm und Mesoderm bereits eingetreten, wenn die Geschlechtszellen von der Ektodermschicht aus einwandern. Bei *Phyllodromia* treten die nunmehr ins Innere gelangten Genitalzellen schon zum grossen Teil vor der Ausbildung der Cölomsäckchen hervor; bei den meisten übrigen Insekten scheint ihre Differenzirung aber erst nach Anlage der letzteren in den Ursegmentwandungen stattzufinden.

Die hier erwähnten Fälle zeigen in überzeugendster Weise, dass die Differenzirung der Gechlechtszellen sogar bei nahe verwandten Insekten in sehr verschiedenen Entwickelungsstadien stattfinden kann.

Die Frage, welchem „Keimblatte" der Insekten wir die wichtige Fähigkeit zuschreiben sollen, Genitalzellen zu produziren, wird nunmehr keine Schwierigkeit mehr bereiten.

In dem bei der oben gegebenen Uebersicht zuletzt erwähnten Falle haben wir anscheinend natürlich einen typischen mesodermalen Ursprung der Genitalzellen vor Augen, wie er denn in der That auch schon so vielfach beschrieben worden ist. Durch das Verhalten der von mir untersuchten Blattiden und Grylliden ist indessen ein deutlicher Beweis dafür erbracht, dass selbst dann, wenn die Genitalzellen erst an den Cölomsäckchen auftreten, sie doch einen ganz andersartigen Ursprung haben können, indem sie nur ihrer späten Differenzirung wegen einen mesodermalen Ursprung vortäuschen (*Gryllus dom.* und *Phyllodromia*).

Je nachdem die Geschlechtszellen etwas früher oder später zur Differenzirung gelangen, gehören sie scheinbar dieser oder jener Schicht des Embryo an.

Damit muss zugleich auch die bisher gültige Anschauung, dass die Geschlechtszellen der Insekten durch Umwandlung von Mesodermzellen entstehen, als eine irrige fallen gelassen werden.

Ebensowenig werden wir natürlich die Geschlechtszellen von irgend einem anderen Keimblatte ableiten dürfen und etwa bei *Gryllus camp.* und *Periplaneta* für eine ektodermale Abstammung derselben eintreten können [1]).

Wir werden vielmehr zu der Annahme geführt, dass die Geschlechtszellen der Insekten Zellen sui generis sind, die insofern in einem bestimmten Gegensatz zu den übrigen Körperzellen stehen, als sie gleich von vornherein von der Gewebsbildung ausgeschlossen werden.

Wenn man die Entwickelungsgeschichte der Geschlechtszellen von Insekten mit der anderer Tier-

1) Im Falle die Trennung zwischen Genitalzellen und Ektoderm- resp. Mesodermzellen erst spät nachzuweisen ist, kann man natürlich noch immer in gewissem Sinne von einer ektodermalen oder mesodermalen Abstammung der Geschlechtszellen reden. Erörterungen über die Zulässigkeit einer solchen Ausdrucksweise haben indessen nichts mit dem Kernpunkt der hier behandelten Frage zu thun.

gruppen vergleicht, so ergiebt sich, dass die frühzeitige Trennung zwischen Soma- und Geschlechtszellen bei den ersteren nicht isolirt dasteht, vielmehr auch bei anderen Tieren schon mehrfach beobachtet wurde.

Bei den Phalangiden z. B. sondern sich nach FAUSSEK (91, 92) die Geschlechtszellen schon vor der Bildung des Keimstreifens. Sie entstehen ganz wie bei vielen Insekten am Hinterende in der Ektodermschicht, von der sie sich ablösen, um in das Innere einzuwandern.

Es hat ferner BRAUER (94) den Nachweis geführt, dass beim Skorpion die Genitaldrüse bereits in den ersten Embryonalstadien angelegt wird. Sie stammt von Zellen her, die am hinteren Ende der Keimscheibe von der Oberfläche aus in die Tiefe einwandern.

Bei *Moina* ist nach GROBBEN (79) eine Urgenitalzelle am vegetativen Eipol bereits zu erkennen, wenn die Keimblätter sich eben gesondert haben und die Zahl der Furchungskugeln noch eine ganz geringe ist.

Für *Sagitta* ist von BÜTSCHLI (73) und HERTWIG (80) angegeben worden, dass zwei Urgeschlechtszellen schon im Gastrulastadium am Grunde des Urdarmes zur Differenzirung gelangen.

Am deutlichsten tritt die frühzeitige Sonderung wohl bei *Ascaris* hervor, wo BOVERI (92) gleich nach der ersten Teilung der Eizelle, also schon im zweizelligen Stadium, an dem verschiedenartigen Verhalten der Kerne eine Ursomazelle von einer Urkeimzelle unterscheiden konnte.

Eine so frühe Trennung wie im letzteren Falle, ist natürlich nicht allgemein vorhanden. Es haben dies einmal experimentelle Untersuchungen wahrscheinlich gemacht — nach DRIESCH (91) und WILSON (93) kann bei den Eiern der Echiniden und des *Amphioxus* aus den voneinander isolirten Furchungskugeln sich je wieder ein vollständiger Organismus entwickeln — während es andererseits ja genugsam bekannt ist, dass bei einfach organisirten Pflanzen und Tieren anscheinend noch alle Zellen gleichmässig die Fähigkeit der Fortpflanzung resp. der Regeneration des gesammten Organismus besitzen.

Zweifelsohne wird man ein derartiges Verhalten, wo eine Sonderung in Soma- und Geschlechtszellen überhaupt noch nicht einzutreten braucht, als das ursprünglichere betrachten dürfen, welches erst bei den höheren Tieren nach und nach verloren gegangen ist (vergl. NUSSBAUM, 93). Hier werden eben mit der fortschreitenden Ausbildung des Körpers und der Differenzirung seiner Gewebe die Aufgaben der Fortpflanzung bald früher, bald später im Laufe der Entwickelung auf bestimmte Zellen übertragen. Diese verbleiben auf einer mehr embryonalen und indifferenten Stufe und werden zu den Geschlechtszellen, während die Körperzellen bei ihrer weiter fortschreitenden Specialisirung die Eigenschaft, als Fortpflanzungselemente zu dienen, allmählich einbüssen. Wir sehen also, dass die Sonderung in Geschlechtszellen und Körperzellen im Tierreiche in sehr verschiedener Weise durchgeführt sein kann, ohne dass darin aber ein prinzipieller Unterschied begründet liegt.

Um wieder auf die Insekten zurückzukommen, so hat sich bei diesen hoch organisirten Formen ein Gegensatz zwischen Geschlechtszellen und Körperzellen bereits scharf vollzogen und scheint sich auch schon immer in einer sehr frühen embryonalen Entwickelungsperiode geltend zu machen.

Eine frühzeitige Differenzirung der Geschlechtszellen ist schon für eine Anzahl verschiedener Insektengruppen nachgewiesen worden, und zwar gilt dies für Dipteren (*Chironomus*, *Simulia*, *Cecidomya*, *Musca*), Hemipteren (Aphiden), Lepidopteren (*Euvanessa*), Dermapteren (*Forficula*) und Orthopteren (Grylliden und Blattiden).

Es dürfte daraufhin vielleicht der Schluss berechtigt sein, dass auch in denjenigen Fällen, in welchen das Auftreten der Geschlechtszellen erst in relativ späten Stadien beobachtet werden konnte, die thatsächliche Trennung zwischen somatischen und Geschlechtszellen in Wirklichkeit doch schon sehr viel früher durchgeführt ist.

Der genaue Zeitpunkt, in dem die Sonderung in Körper- und Geschlechtszellen eintritt, wird sich freilich nur schwer bestimmen lassen. Wir können nicht wissen, ob die Scheidung, wie bei den Dipteren, sich immer gleich bei den ersten Teilungen des Furchungskernes vollzieht, doch darf es nach den bisher bekannt gewordenen Fällen wenigstens als nicht unwahrscheinlich gelten, dass die Absonderung der Geschlechtszellen bei den Insekten schon vor der Trennung in Ektoderm und Mesoderm von statten geht.

Hierauf scheint auch der Umstand hinzudeuten, dass die Geschlechtszellen nicht etwa an beliebigen Punkten des Blastoderms zur Entwickelung gelangen, sondern dass sie dort, wo ihr Ursprung überhaupt weiter zurückverfolgt werden konnte, immer in ganz übereinstimmender Weise am hintersten Ende des Eies resp. des späteren Keimstreifens auftreten.

Dass hiervon auch diejenigen Formen keine Ausnahme machen, bei welchen die Geschlechtszellen erst spät aufgefunden werden können, wird einmal durch meine Ergebnisse an *Phyllodromia* und *Gryllus dom.* dargelegt, und es sprechen hierfür weiter gewisse — bisher nicht recht verständliche — Angaben anderer Autoren. So entstehen z. B. nach Wheeler (93) die Geschlechtszellen von *Xiphidium* angeblich in streng metamerer Anordnung im 1. bis zum 6. Abdominalsegment. Es sind aber, wie er mitteilt, in höchst auffallender Weise gelegentlich auch noch Geschlechtszellen im 10. Segment anzutreffen.

Dies ist ein Verhalten, welches ich früher bereits für *Phyllodromia* (91) beschrieb und jetzt wieder bei *Forficula* aufgefunden habe. Dasselbe ist nur durch eine von hinten nach vorn gehende Wanderung der Geschlechtszellen zu erklären, bei der nicht selten eine Anzahl der letzteren zurückzubleiben pflegt.

Die Entstehung der Geschlechtszellen am Hinterende der Embryonalanlage, welche nunmehr für Vertreter von ganz verschiedenen Gruppen sicher nachgewiesen ist, betrachte ich als ein voraussichtlich für alle Insekten gültiges Gesetz.

Eine derartige Entstehungsweise stimmt ganz mit der Bildung der Geschlechtszellen überein, welche Faussek (91) bei den Phalangiden, Brauer (94) beim Skorpion nachgewiesen. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, dass die Anlage der Geschlechtszellen am Hinterende überhaupt bei den Arthropoden ziemlich allgemein verbreitet ist.

Auf die bei der Einwanderung der Geschlechtszellen in vielen Fällen vorhandene grubenförmige Einsenkung, die ich als Geschlechtsgrube bezeichnete, darf als Vergleichsmoment kein Wert gelegt werden. Sie wird einfach auf mechanischem Wege durch die an einer bestimmten Stelle massenweise stattfindende Einwanderung von Zellen hervorgerufen, gerade wie z. B. in manchen Fällen bei der Einwanderung von Oenocyten sich grubenförmige Vertiefungen bilden können.

Von dem Hinterende aus gelangen die Geschlechtszellen der Insekten nach vorn, und zwar entweder auf passivem Wege (*Gryllus*) durch Krümmungen des Keimstreifens oder vermittelst aktiver Wanderung durch den Dotter resp. am Keimstreifen entlang. Erst später tritt eine segmentale Anordnung der Geschlechtszellen hervor, welche lediglich aber eine Anpassung an die schon metamer verteilten Ursegmente ist, in deren viscerale Wände die Geschlechtszellen schliesslich eindringen.

Wenn wir hier zum Vergleich wieder andere Tierformen heranziehen wollen, so liegt es nahe, an *Peripatus* zu denken. Nach Sedgwick (85—88) sind bei *P. capensis* die Geschlechtszellen zuerst am Hinterende des Körpers aufzufinden, und zwar erscheinen sie zuerst im Entoderm. Von dort gelangen sie durch selbständige Wanderung in die splanchnischen Somitenwände.

Da Sedgwick selbst hervorhebt, dass er wenig Aufmerksamkeit auf die histologische Differenzirung der Genitalzellen verwendet hat, so werden vermutlich erneute Untersuchungen zeigen können, dass die Fortpflanzungszellen des *Peripatus capensis* nicht eigentlich entodermaler Abstammung sind, sondern unabhängig von den Keimblättern entstehen. Jedenfalls stimmt das sonstige Verhalten mit dem bei den Insekten beschriebenen in jeder Beziehung überein.

Bei *Peripatus torquatus* und *Edwardsi* konnte v. Kennel (88) ein so frühzeitiges Auftreten der Genitalzellen nicht beobachten. Hier kommen diese erst in den Wandungen der Somitenhöhlen, anscheinend durch Umwandelung beliebiger Zellen der letzteren, zum Vorschein.

Auch hierin wird nach dem oben Gesagten leicht ein vielen Insekten entsprechendes, paralleles Verhalten gefunden werden.

Wir können jetzt noch die Anneliden in Betracht ziehen, bei welchen bekanntlich die Geschlechtszellen erst nach dem Embryonalleben aufzutreten pflegen, indem sie durch Umwandelung einzelner Zellen der epithelialen Auskleidung der Leibeshöhle (Cölomsäcke) sich entwickeln.

Ob es hier wirklich ganz beliebige Mesodermzellen sind, welche sich in Geschlechtszellen umbilden, oder ob nicht doch auch bei den Anneliden die letzteren aus bestimmten Zellen hervorgehen, die sich nur vorher noch nicht von den Peritonealzellen unterscheiden lassen, dürfte wohl noch ziemlich fraglich sein.

Ist ja doch bei den Wirbeltieren schon in günstigen Fällen der Nachweis geglückt (Nussbaum, 80), dass die Geschlechtszellen nicht einfach umgewandelte Epithelzellen des Peritoneums sind, sondern sich unter Umständen, wie aus den Beobachtungen von Eigenmann an *Micrometrus aggregatus* (91) hervorgeht,

sogar schon zu einer Zeit nachweisen lassen, in welcher das Mesoderm noch nicht einmal fertig angelegt ist und der Blastoporus sich eben schliesst.

Weitere Untersuchungen an Anneliden werden vielleicht auch bei diesen zu ähnlichen Ergebnissen führen.

Bekanntlich treten während der Entwickelung der Anneliden zwei am Hinterende des Embryonalkörpers gelegene Urmesodermzellen auf. Von ihnen schiebt sich die Mesodermmasse, in welcher die späteren Fortpflanzungszellen natürlich schon enthalten sein müssen, weiter nach vorn.

Bei den Insekten hat zwar ein am Hinterende gelegenes Bildungscentrum für das Ektoderm und Mesoderm bisher nicht nachgewiesen werden können, es ist aber nicht ausgeschlossen, dass hier die vom Hinterende ausgehende Wanderung der Geschlechtszellen noch den letzten Anklang an den entsprechenden Wachstumsprozess der Anneliden darstellt.

Es zeigt sich somit, dass selbst dann, wenn die mesodermale Natur der Geschlechtszellen bei den Insekten nicht mehr aufrecht erhalten werden kann, sich doch noch eine gewisse Stufenleiter zu niederen Formen, ja wenn man dies will, selbst bis zu den Anneliden herunter, auffinden lässt. Die in dieser vorhandenen zahlreichen Lücken und fehlenden Uebergänge, welche zur Zeit einen weiter durchgeführten Vergleich allzu gewagt erscheinen lassen müssen, dürfen dabei natürlich nicht übersehen werden. Vielleicht werden dieselben dereinst noch zum Teil durch weitergehende Untersuchungen überbrückt werden können.

III. Ueber die zelligen Elemente der Geschlechtsdrüsen.

Die Geschlechtsdrüsen der Insekten bestehen aus zwei verschiedenartigen Elementen. Ausser den eigentlichen Geschlechtszellen sind nämlich in ihnen noch die sog. Epithelzellen vorhanden, welche eine schützende Hülle für die Genitalzellen liefern, zu deren Ernährung sie vielleicht auch noch beitragen.

Auf den Gegensatz zwischen beiden Zellenarten habe ich seiner Zeit besonders aufmerksam gemacht (91) und damit für *Phyllodromia* das Vorhandensein indifferenter Elemente vollkommen in Abrede gestellt. Es ist klar, dass dieses Resultat durch meine jetzigen Untersuchungen noch in weit schärferer Weise zum Ausdruck gekommen ist.

Denn während die Epithelzellen Mesodermzellen sind, die aus Abschnitten der visceralen Ursegmentwände hervorgehen, sind die Geschlechtszellen, wie wir gesehen, nicht mesodermalen Ursprungs, sondern entstehen vielmehr unabhängig am hintersten Ende des Körpers.

Das Vorhandensein indifferenter Elemente, welche sich beliebig in Geschlechts- oder Follikelzellen umzubilden vermögen, wird daraufhin nicht allein für Orthopteren, sondern auch für die höheren Insekten als ausgeschlossen betrachtet werden dürfen.

Epithelzellen und Genitalzellen sind bei den hier beobachteten Insekten leicht zu unterscheiden, indem die letzteren grösser sind und blassere Kerne besitzen. Besonders bei *Forficula* und *Phyllodromia* lassen die letzteren noch weitere Eigentümlichkeiten erkennen. Der Nucleolus ist auffallend gross, central gelagert und von einem chromatinfreien Hof umgeben. Zarte radiäre Stränge treten von dem eigentlichen Kerngerüst an die Oberfläche des Nucleolus heran (Fig. 21).

Es mag darauf hingewiesen werden, dass die noch undifferenzirten Blastodermzellen von *Forficula* sämmtlich ein ganz ähnliches Aussehen darbieten.

Für *Stenobothrus* hat Graber (91) die Angabe gemacht, dass die Geschlechtsanlagen sich nicht, wie bei *Phyllodromia*, aus zwei, sondern aus drei verschiedenen Elementen aufbauen. Es werden von ihm ausser den Geschlechtszellen noch äussere Follikelepithelzellen und interfollikuläre Epithelzellen beschrieben.

Ich möchte vorschlagen, diese von Graber eingeführte Unterscheidung nicht anzunehmen, denn einerseits stammen die beiden Arten von Epithelzellen aus derselben Mesodermschicht und liegen anscheinend nur zufällig bald an der Oberfläche, bald zwischen den Genitalzellen, andererseits gelangen aber die Graber'schen interfollikulären Epithelzellen, wie ich seiner Zeit bei *Phyllodromia* beschrieben habe (91, p. 495), im weiteren Entwickelungsverlauf gleichfalls an die Oberfläche und werden damit zu „äusseren Follikelepithelzellen“.

Die Ausbildung der in den Ovarien von *Forficula* befindlichen Nährzellen gehört der postembryonalen Entwickelung an. Nach Analogie von *Dytiscus* und *Musca*, bei welchen Insekten Korschelt (86) die Umwandelung von Keimzellen in Nährzellen nachgewiesen hat, kann wohl kein Zweifel darüber sein, dass wir auch in den Nährzellen der *Forficula* nur modificirte Geschlechtszellen vor uns haben.

Es wurde oben darauf aufmerksam gemacht, dass nur in einer beschränkten Anzahl von Abdominalsegmenten die Geschlechtszellen in die Ursegmente einwandern. Sie treten dabei immer in die visceralen Wände der letzteren ein, deren Zellen damit eben zu den späteren Epithelzellen der Geschlechtsfollikel werden.

Die Zahl der Abdominalsegmente, in denen eine solche Einwanderung vor sich geht, steht nicht fest, sondern wechselt bei den verschiedenen Insekten und ist möglicherweise auch noch individuellen Schwankungen unterworfen.

In Beziehung zur Geschlechtsdrüse treten aber nicht allein diejenigen Ursegmente, in welche die Genitalzellen thatsächlich einwandern, sondern auch in den weiter vorn und weiter hinten befindlichen Segmenten werden die visceralen Ursegmentabschnitte zum Aufbau der Geschlechtsdrüsen benutzt.

Eine Verwendung der betreffenden Teile, die auf jeder Körperseite in ihrer Gesammtheit das von mir oben als Geschlechtsleiste beschriebene Gebilde darstellen, kann, wie sich bei *Forficula* zeigte, in der ganzen Länge des Rumpfes, vom 1. Thorakalsegment bis zum 10. Abdominalsegment, stattfinden. Dies mag möglicherweise darauf hindeuten, dass die Geschlechtsdrüsen der Insekten ursprünglich eine beträchtlichere Längenausdehnung innerhalb des Körpers gehabt haben als heutzutage.

Aus dem vor den eingewanderten Geschlechtszellen befindlichen Teile der Geschlechtsleiste geht die Endfadenplatte hervor, aus dem hinter ihnen folgenden der Ausführungsgang.

Mit den eigentlichen Follikelepithelzellen der Geschlechtsdrüse sind somit die Epithelzellen der (paarigen) Ausführungsgänge und auch die Zellen des Endfadenapparates als genetisch völlig gleichwertige Gebilde aufzufassen.

IV. Ueber die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen.

A. Die mesodermalen Abschnitte.

Die primitiven Ausführungsgänge, die späteren Ovidukte beim Weibchen, Vasa deferentia beim Männchen [1]), werden als solide strangförmige Verdickungen der Ursegmentwandungen angelegt.

Es ist von Wheeler (93) bei *Xiphidium* und *Blatta* die wichtige Entdeckung gemacht worden, dass die Vasa deferentia und Ovidukte in säckchenförmigen Anschwellungen, den sog. Terminalampullen, endigen. Diese letzteren gehen aus divertikelartigen Ausstülpungen der Cölomsäckchen hervor, welche den ventralen, in der Extremität befindlichen Abschnitten abdominaler Ursegmente angehören.

In den Terminalampullen bleibt nach Wheeler im Gegensatz zu allen anderen Teilen der Geschlechtsdrüse die ursprüngliche Ursegmenthöhle dauernd erhalten.

Diese Beobachtungen habe ich an *Forficula*, an Grylliden und Blattiden bestätigen können, nur wird bei der ersteren Form das Lumen in den Terminalampullen durch Aneinanderlegen der Wände wieder rückgebildet.

Das Verhalten von *Forficula* ist vermutlich als das abgeleitetere anzusehen.

Das Vorhandensein der Terminalampullen und insbesondere ihre anscheinend einfachere Ausbildung bei den Orthopteren legt einen von Wheeler (93) hervorgehobenen Vergleich mit den Nephridien niederer Tierformen, speciell mit denen des *Peripatus* nahe.

Nach den Beobachtungen von Sedgwick (85—88) entwickeln sich die Nephridien von *P. capensis* aus den lateralen Abschnitten der Ursegmente, welche in die Basis der Extremitäten hineinreichen. Im Genitalsegment (Segment der Analpapillen) sind es im wesentlichen die entsprechenden Ursegmentabschnitte,

1) Graber (91) gebraucht für Ovidukte die angeblich treffendere Bezeichnung „Oocheten", für Vasa deferentia „Spermatocheten". Er führt ferner die neuen Ausdrücke Gonocheten, Ektogonocheten, Entogonotheca, Oocyten, Oodenen, Ootheken u. a. ein. Alle diese Namen sollen zweckmässiger sein, wie die bisher gebräuchlichen. Es dürfte in diesem Falle das Bessere als Feind des Guten betrachtet werden müssen, denn wohin sollte es wohl mit der wissenschaftlichen Nomenklatur kommen, wenn immer nur der passendste Ausdruck angewendet werden dürfte!

die sich in Geschlechtsausführungsgänge umbilden. In letzteren bleibt das Lumen dauernd erhalten und verbindet sich mit der Geschlechtshöhle, welche bei *Peripatus* bekanntlich gleichfalls direkt aus der Ursegmenthöhle hervorgeht.

Die Ausführungsgänge bei *P. capensis* können daher als modificirte Nephridien angesehen werden worauf übrigens auch noch andere Umstände hindeuten.

Es erscheint vielleicht nicht ungerechtfertigt, die Terminalampullen der Insekten als Homologa der (Endstücke der) Geschlechtsausführungsgänge von *Peripatus* zu betrachten.

Bei beiden gehen die betreffenden Teile aus Ursegmentabschnitten hervor, welche in Beziehung zur Extremität stehen resp. diese selbst auskleiden, und bei beiden wird das Cölom dieser Abschnitte zur Höhlung des Ausführungsganges.

Nach dem oben Gesagten würden dann weiter die Endteile der Geschlechtsausführungsgänge bei den Insekten, gerade wie die des *Peripatus*, auf Nephridien zurückgeführt werden können und somit in letzter Linie als die Homologa der Segmentalorgane von Anneliden betrachtet werden dürfen.

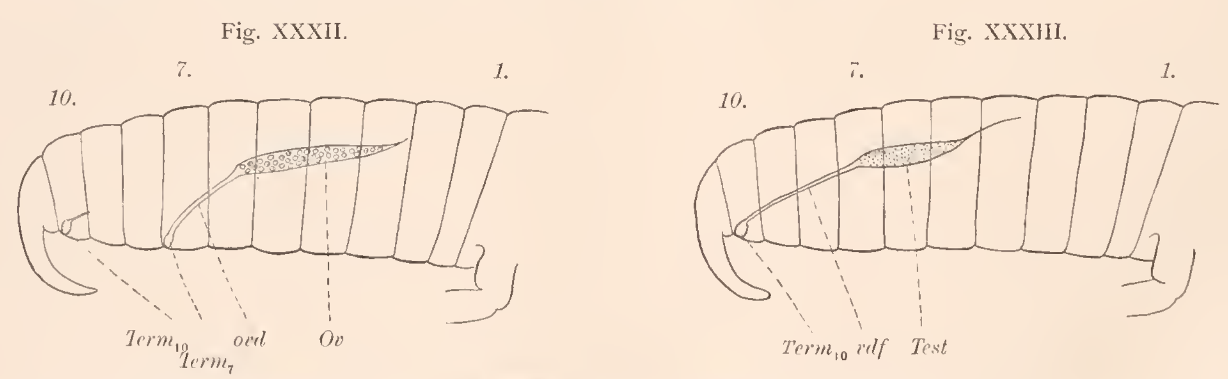
Einen schwerwiegenden Einwand gegen diesen immerhin etwas weitgehenden Vergleich könnte man möglicherweise darin erblicken, dass sich nach v. Kennel (88) bei den amerikanischen *Peripatus*-Arten die Anlage der Nephridialkanäle in einer ganz anderen Weise vollziehen soll. Näherer Aufschluss über diese Verhältnisse ist erst von weiteren entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen zu erwarten.

Es ist eine merkwürdige Erscheinung, dass bei Anlage des Geschlechtsapparates der Insekten sehr häufig nicht zwei Terminalampullen zur Entwickelung gelangen, sondern dass vielmehr zwei Paar von ihnen angelegt werden.

Von diesen erhält sich nur das eine Paar, während das andere bald wieder aufgelöst wird. Alle vier Ampullen können aber vorübergehend mit der Geschlechtsdrüse im Zusammenhang stehen, und es kann dabei unter Umständen sogar zu einer vollständigen Gabelung der Vasa deferentia oder der Ovidukte kommen.

Das verschiedenartige Verhalten, welches die einzelnen von mir untersuchten Insekten in dieser Hinsicht zeigen, ist bereits in dem speciellen Teil beschrieben worden und an den beigefügten schematischen Figuren leicht zu überblicken.

Ausser den hier mitgeteilten Befunden liegen noch Angaben von Wheeler (93) vor, welcher bei *Xiphidium* zu ganz ähnlichen Ergebnissen gelangt ist. Zum Vergleich gebe ich auch von dieser Form zwei nach der Wheeler'schen Beschreibung angefertigte schematische Figuren.



Die Geschlechtsausführungsgänge von *Xiphidium* [nach Wheeler]. Die Bezeichnungen sind dieselben wie in den Figuren XXIII bis XXXI.

Fig. XXXII weiblicher Embryo.

Fig. XXXIII männlicher Embryo.

Nach den bisherigen Beobachtungen befindet sich in allen Fällen das eine Ampullenpaar im 7., das andere im 10. Abdominalsegment. Demnach scheint es, dass sowohl das 7., wie das 10. Abdominalsegment ursprünglich Träger von Geschlechtsöffnungen gewesen sind. Dies wird um so wahrscheinlicher, als die dort befindlichen embryonalen Ampullenpaare noch jetzt vorübergehend oder dauernd mit den Geschlechtsdrüsen durch Ausführungsgänge verbunden sein können.

Es erhebt sich nun die Frage, wie die rudimentäre Anlage eines doppelten Paares von Geschlechtsöffnungen zu deuten ist. Gewiss kann die Vermutung nahe liegen, dass hier der Ueberrest eines ursprünglich hermaphroditischen Stadiums mit getrennten männlichen und weiblichen Leitungswegen vorliegt.

Einen solchen Erklärungsversuch hatte ich bereits vor einiger Zeit (90) gegeben, indem ich beim Männchen von *Phyllodromia* die im 7. Abdominalsegment befindlichen rudimentären Ausführungsgänge als die erhalten gebliebenen Teile eines ursprünglich weiblichen Ausführungssystemes betrachtete. Hierzu veranlasste mich allerdings damals hauptsächlich die Beobachtung, dass beim Männchen von *Phyllodromia* auch die Geschlechtsdrüse selbst Anlage zum Hermaphroditismus erkennen lässt.

Neuerdings ist WHEELER (93) zu ganz ähnlichen Anschauungen gelangt, und zwar auf Grund von Untersuchungen an *Xiphidium*. Bei weiblichen Embryonen dieses Insektes konnte der genannte Forscher zwei Paar von Terminalampullen auffinden und vertritt daraufhin die Ansicht, dass das hintere Paar, welches im 10. Abdominalsegmente liegt und später zu Grunde geht, als ein rudimentäres männliches betrachtet werden müsse. Die Beobachtung, dass das definitive und alleinige Ampullenpaar des Männchens sich in dem gleichen Segmente entwickelt, rechtfertigt anscheinend auch thatsächlich eine solche Auffassung.

Wenn man der obigen Annahme von hermaphroditischen Vorfahren der jetzigen Insekten folgen will, so würde man demgemäss die ursprünglichen weiblichen Geschlechtsöffnungen im 7., die ursprünglichen männlichen im 10. Abdominalsegmente zu suchen haben.

Die gegenwärtig leider noch äusserst spärlichen embryologischen Befunde scheinen auch in der That, wenigstens zum Teil, hiermit übereinzustimmen.

Eine Insertion der Ovidukte im 7. Abdominalsegment ist bereits für weibliche Embryonen verschiedener Orthopteren nachgewiesen worden (Blattiden, Locustiden, Grylliden). Sie erhält sich ferner daselbst dauernd bei dem ausgebildeten Ephemeridenweibchen.

Bei männlichen Orthopteren reichen die Vasa deferentia im Embryo meist bis zum 10. Abdominalsegment, erst später rücken die zugehörigen Terminalampullen sekundär ins 9. Segment hinein. Dort setzen sich auch bei den Ephemeridenmännchen die Samenleiter an die Hypodermis.

Bei den Raupen finden nach BESSELS (67) und JACKSON (89) die mesodermalen Ovidukte gleichfalls im 7. Abdominalsegment eine Endigung.

Bei den Embryonen vieler höherer Insekten (Dermapteren, Coleopteren u. a.) trifft das geschilderte Verhalten indessen nicht mehr zu. Hier reichen sowohl die Ovidukte wie die Vasa deferentia bis in die Nähe des Körperendes, bis ins 10. resp. später bis ins 9. Segment.

Als Repräsentant mag *Forficula* dienen, welche gewissermassen ein Gegenstück zu dem von WHEELER (93) untersuchten *Xiphidium* bildet. Denn während bei den weiblichen Embryonen des letzteren Insektes das definitive Ampullenpaar im 7., das rudimentäre, welches später zu Grunde geht, im 10. Abdominalsegment liegt, entwickelt sich umgekehrt bei *Forficula* im weiblichen wie im männlichen Geschlecht das definitive Ampullenpaar im 10. Abdominalsegment. Hingegen ist es das rudimentär beibende Ampullenpaar, welches beim weiblichen *Forficula*-Embryo im 7. Segmente auftritt.

Um die Hypothese eines hermaphroditischen Urzustandes zu retten, müsste man also annehmen, dass bei *Forficula* die Endstücke der Vasa deferentia sekundär auch zur Ausführung von weiblichen Geschlechtsstoffen benutzt worden wären und damit schliesslich selbst zu Ovidukten geworden seien, während gleichzeitig die ursprünglichen Ovidukte einer Rückbildung unterlagen.

Es ist klar, dass für eine derartige Mutmassung, welche einen wesentlichen Funktionswechsel mit gleichzeitiger tiefgreifender Veränderung des gesammten Geschlechtsapparates zur Voraussetzung haben würde, vorläufig irgend ein Beweisgrund nicht geltend gemacht werden kann.

Die Annahme von hermaphroditischen Vorfahren der Insekten lässt sich meiner Meinung nach durch die geringen Kenntnisse, die wir bisher von doppelten Geschlechtsausführungsgängen haben, nicht genügend stützen. Eine solche Theorie könnte allenfalls erst durch den Nachweis hermaphroditischer Geschlechtsdrüsen bei Embryonen niederer Insektenformen eine Begründung finden. In dieser Beziehung besteht indessen einstweilen unser ganzes Wissen nur darin, dass beim Männchen von *Phyllodromia* die embryonalen Geschlechtsanlagen zwittrig sich ent-

wickeln können. Diese Erscheinung, auf welche ich seiner Zeit (90) hingewiesen, und damals auch als Anklang an einen primären hermaphroditischen Zustand betrachtete, kann indessen auch sehr wohl eine andere Erklärung finden, wie denn überhaupt nicht selten in männlichen Geschlechtsdrüsen weiblich sich differenzirende Keimzellen aufgefunden worden sind.

Es empfiehlt sich vielleicht, die Ausführungsgänge und besonders die Terminalampullen noch einmal vom vergleichend-morphologischen Standpunkte zu betrachten.

Wenn man, der oben dargelegten Auffassung gemäss, in den Terminalampullen Reste von Nephridialgängen sieht, so könnte man vermuten, dass eigentlich in jedem Segmente ein Ampullenpaar angelegt werden müsste, und dass somit ursprünglich bei den Insekten die Ausführungsgänge der Geschlechtsprodukte etwa wie bei den Anneliden in metamerer Anordnung Segment für Segment aufeinander gefolgt wären.

Die entsprechenden Ursegmentabschnitte, aus welchen im 7. und 10. Segment sich die Terminalampullen entwickeln, sind natürlich auch in den anderen abdominalen Segmenten vorhanden, sie lösen sich hier aber in der Regel frühzeitig auf. Es sei mir jedoch gestattet, an dieser Stelle auf das interessante Verhalten zurückzugreifen, welches, wie ich oben bereits kurz erwähnt habe, in dieser Beziehung die Embryonen von *Gryllus* zeigen.

Gleich nach der Umrollung des Keimstreifens befindet sich die Genitaldrüse dieses Insektes in je im 2. und 3. Abdominalsegment. Von ihr erstreckt sich ein ziemlich langer Ausführungsgang nach hinten, der beim Männchen im 10., beim Weibchen im 7. Abdominalsegment bis zu den der Hypodermis anliegenden Terminalampullen führt. Wenn die Geschlechtsdrüsen und die Ausführungsgänge bei der Umwachsung des Dotters nach der Dorsalseite emporrücken, so sieht man, besonders deutlich an Querschnittserien, dass Segment für Segment feine Verbindungsstränge zur Ventralseite ziehen. Die letzteren bestehen aus wenigen lang ausgezogenen Zellen, sie gehen dorsal unmittelbar in die Zellen des Ausführungsganges über, ventral verlieren sie sich, ohne anscheinend die Hypodermis ganz zu erreichen, in dem Fettkörper. Diese übrigens nur sehr zarten Verbindungsstränge bilden sich bald wieder zurück, allein beim Männchen bleibt das im 7. Segment befindliche Paar etwas länger erhalten und stellt die zu den dort befindlichen rudimentären Ampullen ziehenden rudimentären Ausführungsgänge dar.

Es ist nicht undenkbar, dass die in den übrigen Segmenten vorhandenen Verbindungsstränge ursprünglich ebenfalls zu Terminalampullen geführt haben, womit denn eine segmentale Anordnung des ganzen Ausführungsapparates gegeben sein würde.

Eine solche wird man vielleicht für die Vorfahren der Insekten anzunehmen haben.

Möglicherweise sind im Laufe der Zeit die einzelnen aufeinander folgenden Nephridien untereinander in Verbindung getreten und haben so die Veranlassung zur Entstehung der langgestreckten Vasa deferentia und Ovidukte gegeben.

Hierauf deutet vielleicht auch das Verhalten der Embryonen männlicher Periplaneten hin, bei welchen die im 7. bis 9. Abdominalsegment selbständig angelegten Ampullenpaare in das Vas deferens der betreffenden Seite eingezogen werden und sich an der Bildung desselben beteiligen.

Wir würden demnach annehmen, daß die längsverlaufenden Kanäle (Vasa deferentia und Ovidukte) ursprünglich durch paarige segmentale Trichterkanäle mit der Aussenwelt in Verbindung standen, dass sich aber nur bei zwei Paaren eine solche Kommunikation wenigstens längere Zeit hindurch erhalten hat.

Warum dies gerade bei zwei und noch dazu bestimmten Paaren (7. und 10.) der Fall gewesen ist, entzieht sich vorläufig allerdings noch gänzlich unserer Kenntnis. Thatsache aber ist, dass diese beiden Paare jetzt noch in embryonaler Zeit bei vielen Insekten nachgewiesen werden können. Von ihnen wird jedoch nur das eine Paar zu den definitiven Endstücken der Ausführungsgänge, während das andere frühzeitig zu Grunde geht[1]).

---

1) Eine Ausnahme dürften in dieser Hinsicht die weiblichen Lepidopteren machen, deren Geschlechtsapparat bekanntlich zwei hintereinander liegende Oeffnungen besitzt, von welchen die eine in die Vagina führt, während die andere den Zugang zur Bursa copulatrix darstellt. Soviel ich aus den Untersuchungen von JACKSON (89) über die Entwickelung der weiblichen

Selbstverständlich habe ich mit der oben ausgesprochenen Anschauung vollständig den unsicheren Boden hypothetischer Mutmassungen betreten und bin mir wohl bewusst, dass an eine Begründung der Theorie durch irgend welche Beweise einstweilen wohl schwerlich zu denken ist.

Immerhin wird man aber zugeben müssen, dass die angenommene Verbindung segmentaler Ausführungsgänge zu Längskanälen nicht ausserhalb des Bereiches der Möglichkeit liegt.

In analoger Art kann beispielsweise eine ähnliche Verbindung der Nephridien durch Längskanäle auch bei Anneliden vorkommen. Nach E. MEYER (87) sind solche Längskanäle (Nephridialgänge) bei Lanice sowohl im vorderen wie im hinteren Thorakalraum vorhanden.

Die Nephridialgänge des letzteren, welche 4 Nephridien miteinander vereinigen, münden jederseits durch 4 Kanäle nach aussen, die Nephridialgänge des vorderen Thorakalraumes, welche 3 Paar von Nephridien aufnehmen, besitzen jederseits jedoch nur eine einzige äussere Mündung.

Durch vergleichende Untersuchungen an anderen Formen kommt MEYER zu dem Schluss, dass die Nephridialgänge von *Lanice* ursprünglich in jedem Segment Nephridialschläuche aufnahmen und noch durch entsprechende Ausmündungskanäle mit der Aussenwelt kommunizirt haben werden.

Es steht diese Folgerung im Einklang mit dem vorhin für Insekten gegebenen Erklärungsversuch, mit welchem ja gleichfalls die Rückbildung einer Anzahl von segmentalen Ausführungskanälen angenommen werden musste.

Die von vornherein solide Anlage der Vasa deferentia und Ovidukte bei den Insekten wird nicht als Einwand gegen die erwähnte Theorie gelten können. Wir sahen, dass eine ähnliche (sekundäre) Unterdrückung des Cöloms in den Terminalampullen der *Forficula* vor sich geht, während das letztere in den Ampullen vieler Orthopteren noch dauernd erhalten bleibt.

Die spätere Entwickelung der Terminalampullen, welche sich an den Enden der Vasa deferentia und Ovidukte befinden, konnte von mir hier nicht berücksichtigt werden, weil dieselbe schon der nachembryonalen Entwickelungsperiode angehört.

Nach den Beobachtungen von WHEELER (93) vereinigen sich bei weiblichen Larven von *Xiphidium* die Ampullen und öffnen sich in die Vagina, bei männlichen setzen sie sich an den Ductus ejaculatorius an und werden zu den Vesiculae seminales.

B. Die ektodermalen Abschnitte.

Die Endabschnitte des ausführenden Kanalsystems werden bekanntlich bei den Insekten in beiden Geschlechtern selbständig und unabhängig von den Vasa deferentia und Ovidukten angelegt und entstehen als Einstülpungen der Hypodermis.

Eine alleinige Ausnahme hiervon machen nur die Ephemeriden, bei denen, wie wir durch die vergleichend-anatomischen Untersuchungen von PALMÉN (84) wissen, ektodermale Endabschnitte fehlen, und die Geschlechtsöffnungen daher zeitlebens paarig bleiben.

Es war von NUSBAUM (84) die Angabe gemacht worden, dass die ektodermalen Endabschnitte aus paarigen Hypodermiseinstülpungen hervorgehen sollten, welche sich später vereinigten, um so die unpaare Vagina resp. den Ductus ejaculatorius zu bilden.

Auch Uterus und Receptaculum seminis beim Weibchen, sowie Penis, Samenblasen und alle etwaigen accessorischen Drüsen des Männchens sollten nach NUSBAUM aus diesen Einstülpungen sich bilden.

Die ursprüngliche Paarigkeit auch der ektodermalen Endteile schien aufs beste mit dem anscheinend ursprünglichen Verhalten der Ephemeriden zu harmoniren, bei welchen die Geschlechtsöffnungen überhaupt dauernd paarig bleiben.

Geschlechtsausführungsgänge von Lepidopteren entnehmen kann, halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass die betreffenden Endabschnitte aus zwei hintereinander liegenden Ampullenpaaren (von ihm freilich als „vesicles invaginated from the hypodermis“ beschrieben) hervorgehen, welche somit bei diesen Insekten noch beide dauernd erhalten bleiben würden.

Weitergehende entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen haben indessen das Resultat von Nusbaum nicht bestätigen können.

Ich selbst hatte früher in Bezug auf die weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia* (91) die Mitteilung gemacht, dass die Vagina als eine unpaare in der Medianlinie befindliche Ektodermeinstülpung angelegt wird.

Es hat ferner Hurst (90) beschrieben, dass auch bei der Puppe von *Culex* die Vagina von einer medianen, zwischen dem 8. und 9. Abdominalsegment gelegenen Hauteinstülpung gebildet wurde. Die gleiche Einstülpung im 10. Abdominalsegment liefert beim Männchen den Ductus ejaculatorius (common pouch), aus welchem hier auch noch die hinteren Abschnitte der Vasa deferentia resp. die Samenblasen hervorgehen sollen.

Neuerdings ist besonders noch Wheeler (93) für die unpaare Anlage der Vagina resp. des Ductus ejaculatorius eingetreten. Er weist die Angaben von Nusbaum als unrichtig zurück, und zwar sind es nach ihm die paarigen Terminalampullen, welche Nusbaum irrtümlich für Ektodermgebilde angesehen hatte.

Meine jetzigen Beobachtungen beziehen sich auf die Anlage des Ductus ejaculatorius und der Vagina von *Forficula*, sowie auf die Bildung des ersteren bei männlichen Embryonen von *Gryllus campestris*, von *Periplaneta* und *Phyllodromia*.

Auch diese Untersuchungen haben wieder zu dem Ergebnis geführt, dass die ektodermalen Endabschnitte der Geschlechtsausführungsgänge einer unpaaren median gelegenen Hypodermiseinstülpung ihren Ursprung verdanken.

Besonders möchte ich auf das Verhalten von *Forficula* aufmerksam machen. Gerade für die Familie der Forficuliden sollte es nämlich nach Palmén (84) u. a. als erwiesen gelten, dass hier die unpaaren Ausführungsgänge phylogenetisch aus paarigen Endabschnitten sich entwickelt hätten. Es zeigt sich nun, dass die Embryonalentwickelung von *Forficula auricularia* hierfür auch nicht den geringsten Anhaltspunkt gewährt, denn beim Männchen wie beim Weibchen sind die Endabschnitte des ausführenden Systems von Anbeginn unpaar.

Es wird unter diesen Umständen als recht zweifelhaft angesehen werden müssen, ob überhaupt die ektodermalen Geschlechtsgänge der Insekten ursprünglich paarig gewesen sind.

Kapitel VII.

Die Entwickelung des Darmkanals.

I. Eigene Beobachtungen.

1. *Forficula.*

Die erste Anlage des Darmkanals tritt in Form zweier Ektodermeinstülpungen auf, welche die Lage der späteren Mund- und Afteröffnung kennzeichnen. Aus den Einstülpungen selbst entsteht in erster Linie Vorder- und Enddarm, weiterhin geht aber aus ihnen, wie sich zeigen wird, auch noch der gesammte Mitteldarm hervor.

Beide Einstülpungen kommen erst nach der Bildung des Mesoderms und auch erst nach dem Schliessen der Embryonalhüllen zum Vorschein. An Schnitten können sie als flache Einsenkungen beobachtet werden, sobald das Hinterende des Keimstreifens den vorderen Eipol erreicht hat.

Das Stomodäum stellt dann eine rundliche Vertiefung dar, welche sich unmittelbar hinter einer verdickten medianen Ektodermpartie, der späteren Oberlippe, befindet. Von dem sich einsenkenden Stomodäum wird, wie sich an Querschnitten zeigt (Fig. 23 *O*), die Mesodermschicht etwas gegen den Dotter hin ausgebuchtet.

Die Bildung des Proctodäums findet am hintersten Ende des Keimstreifens statt (Fig. 42). Die erste Anlage ist gleich von Anfang an auffallend weit und nimmt fast die ganze Breite des Keimstreifens ein. Die hintere Wand des Enddarmes setzt sich kontinuirlich in das Amnion fort. Sagittalschnitte ergeben weiter, dass anfänglich nur an der vorderen Wand Mesodermzellen anwesend sind.

Es soll hier zuerst die Entwickelung des Stomodäums besprochen werden. Dasselbe gewinnt rasch die Form eines Säckchens, welches vermittelst einer runden Oeffnung, der späteren Mundöffnung, mit der Amnionhöhle kommunizirt, und dessen blindes Ende sich in das Innere des Eies einsenkt. Dieses Ende bezeichne ich als proximales, es ist anfänglich von einer einzelligen Mesodermschicht überkleidet. Die letztere wird begreiflicherweise mehr und mehr ausgedehnt, je tiefer das Stomodäum selbst eindringt.

Bald nehmen die Mesodermzellen in diesem Teil eine abgeflachte Gestalt an und bekleiden dann nur in einer sehr dünnen, nicht mehr lückenlosen Schicht das eingestülpte Ektoderm (Fig. 36).

Mit der fortschreitenden Vertiefung weitet sich gleichzeitig das proximale Ende des Stomodäums aus, welches infolge dessen sehr viel breiter wird, wie die ursprüngliche Einstülpungsöffnung war. Die dünne Mesodermlage reicht jetzt nicht mehr zu einer vollkommenen Bedeckung hin, sondern wird durchbrochen.

Wie dies besonders Sagittalschnitte zeigen (Fig. 37), erfolgt der Durchbruch in allen Fällen an dem nach hinten gerichteten Teil des proximalen Endes, das von nun an also unmittelbar an den Dotter angrenzt. Die Abbildung (Fig. 37) lässt ferner erkennen, dass der in Rede stehende Teil des Stomodäums verdickt ist. Die Zellen teilen sich dort lebhafter und bilden infolge dessen einen kleinen, gegen den Dotter gerichteten, hügelartigen Vorsprung (*eplw*).

Zieht man Schnitte zur Betrachtung heran, welche mehr durch die lateralen Partien des Stomodäums gehen, so ergiebt sich, dass dort die erwähnte Verdickung noch weit stärker hervortritt.

Es geht mit anderen Worten an dem nach hinten gerichteten proximalen Ende des Stomodäums eine Wucherung von Zellen vor sich, die sich nach hinten, sowie nach rechts und links schieben und besonders hier wulstförmige Verdickungen veranlassen.

Die Trennung zwischen Ektoderm und Mesoderm ist überall eine scharfe, die Zellen der Wucherung stehen dagegen mit den die Wand des Stomodäums bildenden Zellen in engstem Zusammenhang, es kann somit gar keinem Zweifel unterliegen, dass der Zellenwulst ausschliesslich ektodermaler Natur ist und lediglich aus dem Boden des Stomodäums hervorgegangen ist.

Hiervon habe ich mich an zahlreichen Schnittserien überzeugt und möchte zum Beweis auf die in Fig. 37 und 40 gegebenen Abbildungen aufmerksam machen, welche durchaus nicht etwa schematisirt sind. Man sieht, dass an dem betreffenden Teile, wo die Wucherung (*eplw*) vor sich geht, die Zellen ihren früheren epithelialen Zusammenhang verloren haben. Die häufigen Zellteilungen an dieser Stelle deuten darauf hin, dass gleichzeitig auch eine sehr rege Vermehrung stattfindet.

Schnitte, welche Embryonen in den nächstfolgenden Entwickelungsstadien entnommen sind, lehren nur, dass die erwähnte Wucherung weitere Fortschritte macht. Ich kann es daher unterlassen, Abbildungen davon zu geben.

Erst dann, wenn sich zwischen Keimstreifen und Dotter der Epineuralsinus bildet, ergiebt sich eine Veränderung. Von der Wucherung ausgehend, legen sich nämlich die Zellen der Dotteroberfläche an und schieben sich an dieser in Form eines einschichtigen Epithels nach hinten.

Das erste Beginnen dieses Auswachsens zeigt Fig. 41 (*eplv*), welche einen Transversalschnitt durch das hintere Drittel des Stomodäums darstellt.

Noch instruktiver sind vielleicht Sagittalschnitte. Fig. 38 giebt einen solchen durch einen etwas weiter ausgebildeten Vorderdarm wieder. Man sieht, dass die Zellen, vom proximalen Ende des Stomodäums

ausgehend, nach hinten ausgewachsen sind und in Form einer einschichtigen Lamelle am Dotter entlang sich fortschieben (*eplv*). Es findet aber auch gleichzeitig ein Auswachsen nach vorn statt, wo die Zellen in dem schmalen Raum zwischen Stomodäum und vorderer Amnionfalte ebenfalls die Dotteroberfläche überkleiden. Die Zellen bilden daselbst, wie die Figur zeigt, anfangs noch eine Anhäufung (*eplw*), welche auf die oben besprochene wulstförmige Verdickung zurückzuführen ist.

Uns interessirt hier vor allem die nach hinten auswachsende, stets einschichtig bleibende Zellenlage, welche ich als vordere Epithellamelle bezeichnen will.

Der mehrfach erwähnte, dem proximalen Ende des Stomodäums aufsitzende Zellenwulst enthält das Bildungsmaterial für die vordere Epithellamelle. Er wird um so kleiner, je mehr sich die letztere ausdehnt. Ja nicht allein der Zellenwulst wird verbraucht, sondern auch die ganze, das proximale Ende des Stomodäums abschliessende Zellenschicht wird schliesslich auf eine dünne, einschichtige Platte reduzirt (Fig. 43 *grlv*). Dieselbe, welche ich vordere Grenzlamelle nenne, stellt noch längere Zeit hindurch eine Scheidewand zwischen dem Dotter und dem Lumen des Vorderdarmes dar.

Derselbe Vorgang, welcher die Bildung einer vom Stomodäum ausgehenden vorderen Epithellamelle zur Folge hatte, lässt sich auch am Proctodäum beobachten und führt hier zur Entstehung einer entsprechenden hinteren Epithellamelle (Fig. 43 *grlh*).

Der Enddarm wird bald nach seiner Anlage ringsum von Mesodermzellen umwachsen. Nur sein proximales blindes Ende bleibt unbedeckt und ragt frei in den Dotter hinein. An dem betreffenden Abschnitt treten zunächst zwei laterale, anfänglich nur sehr kleine Ausbuchtungen hervor. Es beginnen ferner die Zellen sich daselbst lebhaft zu vermehren und einen Wulst zu bilden, der in den Dotter sich hineinschiebt. Den Beginn dieses Prozesses zeigt Fig. 42. Hier ist die proximale Wand des Enddarmes bereits verdickt und hat gegen den Dotter hin einen unregelmässigen Kontur erhalten (*eplww*).

Die Entstehung des erwähnten Zellenwulstes lässt sich eben so leicht wie beim Stomodäum verfolgen, und es kann auch hier hinsichtlich seines ektodermalen Ursprunges kein Zweifel obwalten. Der Zellenwulst stellt das Bildungsmaterial für eine von hinten nach vorn auswachsende hintere Epithellamelle dar.

Einen Sagittalschnitt durch ein Proctodäum mit beginnendem Auswachsen der Epithellamelle giebt Fig. 39 wieder. Man sieht deutlich an demselben den allmählichen Uebergang der Zellen der hinteren Epithellamelle in die Ektodermzellen des Enddarmes. Als Grenze des letzteren gegen den Dotter hin bleibt schliesslich ebenfalls nur eine ganz dünne Scheidewand übrig: die hintere Grenzlamelle (Fig. 39 und 43 *grlh*).

An den beiden zuletzt erwähnten Figuren zeigt sich, dass die Epithelschicht des Proctodäums in der Nähe des proximalen Endes in das Darmlumen hinein vorspringt und dort eine ringförmige Verdickung bildet (*w*). Durch dieselbe wird der proximale Teil (*prp*) der Enddarmhöhlung abgegrenzt, und zwar setzt sich derselbe lateral in die beiden oben erwähnten Ausbuchtungen fort. Aus jeder der letzteren geht durch Auswachsen des ektodermalen Epithels ein nach vorn und ein nach hinten gerichtetes Malpighi'sches Gefäss hervor. Die ursprüngliche Zahl dieser Gefässe beträgt somit bei *Forficula* 4.

Zwei Epithellamellen, eine vordere und eine hintere, sind somit aus dem ektodermalen Vorder- und Enddarm hervorgegangen und wachsen nunmehr nach der Körpermitte gegeneinander hin (Fig. 43 *eplv* u. *eplh*). Sie stellen die Anlage des künftigen Mitteldarmepithels dar.

Es lässt sich bei *Forficula* das Auswachsen der beiden Epithellamellen wegen der Langsamkeit, mit der sich dieser Prozess vollzieht, Schritt für Schritt verfolgen.

Die Zellen der beiden Lamellen nehmen, sobald sie sich dem Dotter anlegen, ein von allen übrigen Körperzellen abweichendes Aussehen an. Sie werden grösser und blasser, ihre Kerne enthalten stets einen auffallend grossen Nucleolus. Diese Struktureigentümlichkeiten hängen jedenfalls mit der Assimilation des Dotters zusammen, welche Aufgabe von nun an den betreffenden Epithelzellen zufällt.

Die zahlreichen Teilungen bei den Zellen beider Epithellamellen lassen auch keinen Zweifel darüber bestehen, dass thatsächlich nur sie es sind, welche eine allmähliche Umwachsung und Bekleidung des Dotters herbeiführen.

Es muss allerdings darauf aufmerksam gemacht werden, dass eine vorübergehende Ueberdeckung des

letzteren zunächst nicht von den Epithellamellen, sondern von der späteren Darmmuskelschicht veranlasst wird.

Das splanchnische Blatt, dessen Entstehung bereits geschildert wurde (p. 57), schiebt sich, noch ehe die Epithellamellen ausgewachsen sind, von den Ursegmenten ausgehend rechts und links am Dotter entlang nach der Körpermitte hin (Fig. 30 und 32 *splm*). Nur in der medianen Partie des Keimstreifens bleibt der Dotter einstweilen vom splanchnischen Mesoderm unbedeckt, und zwar trifft dies für die ganze Länge des Keimstreifens zu.

Wenn dann später die Epithellamellen nach vorn und hinten sich ausbreiten, so müssen sie in den lateralen Abschnitten zwischen Dotter und splanchnischem Mesoderm sich einschieben. Dass dieser Vorgang sich in dieser Weise thatsächlich vollzieht, lässt sich leicht feststellen, indem die dunkleren Zellen der späteren Muscularis gut von den etwas grösseren und blasseren Zellen der Epithellamellen unterschieden sind.

Fig. 32 veranschaulicht diesen Prozess. Es sind von dem Transversalschnitt gerade die vordersten Spitzen der hinteren Epithellamellen getroffen worden. Auf der linken Seite sieht man drei Zellen derselben (*eplz*), auf der rechten eine, welche zwischen Dotter und splanchnischem Mesoderm eingedrungen sind.

Ein Verschluss des splanchnischen Mesoderms in der ventralen Mittellinie findet erst dann statt, wenn die ganze Ventralfläche des Dotters von der Darmepithelschicht überdeckt ist. Kurz nach der Umrollung ist, wie dies Fig. 35 zeigt, eine mediane Vereinigung der lateralen Anlagen der Darmmuskelschicht (*splm*) noch nicht erfolgt.

Muss somit eine Beteiligung des von den Ursegmenten stammenden Mesoderms an der Bildung der Epithellamellen als ausgeschlossen betrachtet werden, so könnte man vielleicht noch vermuten, dass die früher als Blutzellen beschriebenen Elemente bei der Anlage des Mitteldarmepithels eine Rolle spielen. Sobald die beiden Epithellamellen sich ausbreiten, wandern ja bekanntlich die Blutzellen in grossen Mengen zum Dotter hin und legen sich dort an die vom splanchnischen Mesoderm und der Epithelschicht noch frei gebliebenen Stellen des letzteren an (Fig. 30, 32, 43 *blz*).

Indessen kann auch an eine Beteiligung dieser Zellen um so weniger gedacht werden, als sich dieselben stets sehr deutlich von den charakteristischen Epithelzellen des Mitteldarms unterscheiden, ohne dass irgend welche Uebergänge vorhanden sind, und weil sie ferner selbst nach Vereinigung der Epithellamellen noch in unverminderter Zahl angetroffen werden (Fig. 35).

Das vorübergehende Anlegen der Blutzellen an den Dotter wird einfach auf physiologische Gründe (Aufnahme von Nährsubstanzen) zurückzuführen sein.

Das Auswachsen der vorderen und hinteren Epithellamelle schreitet in den Seitenteilen des Körpers am raschesten fort, während in der Mittellinie der Wachstumsprozess am langsamsten ist. Die typische Hufeisenform der Mitteldarmanlagen, welche für viele Insekten beschrieben wurde, ist somit bei *Forficula* wenigstens andeutungsweise vorhanden.

Die beiden gegeneinander wachsenden Epithellamellen berühren und vereinigen sich bald nach der Umrollung des Keimstreifens. Die Verbindung erfolgt ungefähr auf der Grenze zwischen Thorax und Abdomen und tritt zuletzt in der Medianlinie ein. Die Verschmelzung der beiden Lamellen ist eine so vollkommene und das Aussehen ihrer Epithelzellen ein so übereinstimmendes, dass man von nun an nicht mehr im Stande ist, zu bestimmen, wie weit der Anteil der vorderen und der hinteren Epithellamelle geht. Die gesammte Ventralfläche des Dotters ist alsdann vom Mitteldarmepithel überzogen.

An den beiden Ursprungsstellen, d. h. in der Nähe von Vorder- und Enddarm, bleiben die Epithelzellen des Mitteldarmes am dichtesten aneinander gedrängt und haben dort eine cylindrische oder kubische Gestalt, in den dazwischen liegenden mittleren Partien des Darmes sind sie mehr abgeplattet. Es wird sich zeigen, dass diese Eigentümlichkeit bei den Orthopteren in noch weit stärkerem Masse ausgeprägt ist. Bei *Forficula* verschwindet der genannte Unterschied erst im weiteren Verlauf der Embryonalentwickelung.

Mit dem Emporwachsen der Keimstreifenränder nach der Dorsalseite geht auch ein entsprechender Wachstumsprozess der Mitteldarmanlage nach der dorsalen Medianlinie vor sich, bis schliesslich auch hier ein völliger Abschluss gewonnen ist und der gesammte Dotter dann vom Darmepithel umschlossen wird.

Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, dass die im Innern des Dotters noch vorhandenen

Dotterzellen mit der Entstehung des Mitteldarmepithels gleichfalls nichts zu thun haben. Ein Blick auf die Abbildungen (Fig. 43, 44) genügt, um zu zeigen, dass eine Beteiligung der im Verhältnis geradezu riesigen Dotterzellen an der Darmbildung schlechthin eine Unmöglichkeit ist. Der Zerfall der Dotterzellen ist bereits früher beschrieben; tritt er ein, so werden die sich auflösenden Dotterzellen von den Epithelzellen des Darmes förmlich aufgefressen, wobei diese letztere meist gruppenweis zusammen weit in die Darmhöhle hineinragen.

Gegen Ende der Embryonalentwickelung kommen noch die sog. Crypten zur Anlage, d. h. am Grunde zwischen den immer grösser werdenden Darmepithelzellen bleiben einige kleinere Elemente zurück, die sich in ihrer ursprünglichen embryonalen Gestalt erhalten und von denen aus in postembryonaler Zeit die Regeneration des Darmepithels vor sich geht. Der Mitteldarm mit seiner hohen Epithelschicht unterscheidet sich dann in ganz charakteristischer Weise von Vorder- und Enddarm, von deren flachen Epithelien eine chitinöse Intima zur Absonderung gelangt.

Auf die Gliederung des Vorder- und Enddarmes in einzelne differente Abschnitte soll hier nicht weiter eingegangen werden. Die oben erwähnte vordere und hintere Grenzlamelle, welche eine Scheidewand zwischen Stomodäum resp. Proctodäum und dem mit Dotter gefüllten Mitteldarm darstellt, bleibt bis gegen das Ende der Embryonalentwickelung erhalten. Sie springt später weit in den Dotter hinein vor, so dass dadurch vorn und hinten je ein weiter Raum entsteht, der das proximale Ende von Vorder- und Enddarm umgreift (Fig. 44 zeigt die am Stomodäum befindliche vordere Grenzlamelle).

Wenn später der Dotter nahezu resorbirt ist, werden auch die beiden Grenzlamellen aufgelöst. Hiermit ist dann der gesammte Darmtraktus durchgangsfähig geworden.

2. *Gryllus.*

Sobald sich der Keimstreifen in den Dotter einsenkt, kommen bei den Grillen die Anlagen von Vorder- und Enddarm als kleine grubenförmige Vertiefungen zum Vorschein. Es scheint, dass das Stomodäum etwas frühzeitiger wie das Proctodäum entsteht.

Im Gegensatz zu *Forficula* sind bei *Gryllus* nur wenige langgestreckte, spindelförmige Mesodermzellen an der Stelle vorhanden, an welcher das Stomodäum sich einsenkt. Letzteres ist noch eine ganz flache Grube, wenn diese Zellen schon beiseite gedrängt sind und die Ektodermzellen des Stomodäums unmittelbar an den Dotter grenzen (Fig. 89 *Stom*).

Erst später, nachdem die Segmentirung eingetreten ist und die Extremitäten und Cölomsäckchen angelegt sind, gewinnt das Stomodäum eine sackförmige Gestalt. Sein distales Ende, an welchem sich die zum Munde werdende Einstülpungsöffnung befindet, ist alsdann ein wenig verengert.

In diesem Stadium liegen die Zellen des Stomodäums, wie Fig. 85 zeigt, noch in durchaus regelmässiger epithelialer Anordnung nebeneinander. Mesodermzellen umziehen rings das Stomodäum, sie lassen aber dessen proximales blindes Ende (*stp*) völlig unbedeckt.

An einem nur wenig älteren Stadium ist aber schon ein beachtenswerter Fortschritt erkennbar (Fig. 86).

Die regelmässige Lagerung der Zellen ist am proximalen Ende des Stomodäums, und zwar an der nach hinten gerichteten Partie desselben (*eplv*), verloren gegangen. Die Zellen bilden dort eine kleine Kappe, die dem Vorderdarm aufliegt, und schieben sich von dieser aus sowohl nach vorn wie nach hinten am Dotter entlang.

Infolge des Auswanderns der Zellen aus der proximalen Wandschicht des Stomodäums wird die letztere zum grössten Teil aufgebraucht und stellt dann nur noch eine dünne Membran dar. Es ist dies die vordere Grenzlamelle (*grlv*), welche während der Embryonalzeit das Lumen des Vorderdarmes gegen den mit Dotter gefüllten Mitteldarm absperrt. Die vom Stomodäum aus am Dotter entlang wachsende Zellenschicht entspricht der vorderen Epithellamelle (Fig. 90 *eplv*).

Dieselben Verhältnisse treffen wir auch am Hinterende bei der Enddarmanlage an. Auch die

proximale Kuppe der letzteren bleibt vom Mesoderm unbedeckt und liefert durch Auswachsen der dort befindlichen Zellen eine entsprechende hintere Epithellamelle (Fig. 87 und 90 *eplh*). Am Proctodäum bleibt als hintere Grenzlamelle gleichfalls nur eine dünne Scheidewand zwischen Dotter und Enddarm übrig.

Die Malpighi'schen Gefässe kommen erst an dem schon tief ins Innere gedrungenen Proctodäum zur Anlage. Ursprünglich entsteht jederseits eins, das nahe der Medianlinie aus der dorsalen Enddarmwand hervorwuchert. Letztere stülpt sich an der betreffenden Stelle aus und liefert durch weites Auswachsen einen unpaaren Endabschnitt (Fig. 87 *Malpd*), der an seiner Spitze die beiden Malpighi'schen Gefässe trägt. An dem stielförmigen Endabschnitt entsteht später noch eine grössere Anzahl solcher Gefässe.

Die vordere und hintere Epithellamelle sind die Anlagen des definitiven Mitteldarmepithels. Bei *Gryllus* hat das letztere somit den gleichen ektodermalen Ursprung wie bei *Forficula*. Nur geringfügige Unterschiede treten im Vergleich zu dieser Form bei der Bildung desselben zu Tage.

Zunächst ist zu beachten, dass die Epithellamellen bei *Gryllus* etwas später auftreten. Erst wenn Stomo- und Proctodäum tiefe, sackförmige Gebilde geworden sind, beginnen sie auszuwachsen. Es geschieht dies zu einer Zeit, in welcher die Mesodermbekleidung nicht mehr bis zum proximalen Ende der betreffenden Darmteile reicht.

Eine Beteiligung der Mesodermzellen an der Bildung der beiden Epithellamellen kommt infolge des letzteren Verhaltens nicht in Frage. Eine Beteiligung der Mesodermzellen könnte übrigens um so weniger der Aufmerksamkeit sich entziehen, als die betreffenden Zellen im Vergleich zu den Ektodermelementen eine weit dunklere Färbung aufweisen.

Die gleichen Unterschiede in der Färbung beugen auch einer Verwechselung zwischen den Epithellamellen und der splanchnischen Mesodermschicht in den mittleren Körpersegmenten vor. Dasselbe trifft endlich noch für die in der Medianlinie befindlichen Blutzellen zu, welche mit dem Auswachsen der Epithellamellen ebenfalls nichts zu thun haben. Ueberdies zerstreuen sich die Blutzellen von *Gryllus*, wie schon früher bemerkt wurde, nicht in so grosser Zahl wie bei *Forficula* innerhalb des Epineuralsinus und gelangen daher auch nur zum verschwindend kleinen Teil an die freie Dotteroberfläche.

Bei *Gryllus dom.* und *camp.* vermissen wir die wulstförmigen, zelligen Verdickungen, welche bei *Forficula* aus Proctodäum und Stomodäum hervorwucherten und erst später durch Auswachsen die Epithellamellen lieferten. Bei den ersteren Insekten wachsen dieselben ohne weiteres sogleich aus Vorder- und Enddarm hervor. Die Zellen, welche hier aus dem Verbande des Ektoderms austreten, haben auch eine abweichende Gestalt, sie sind abgeplattete, ausserordentlich zarte Gebilde. Diesem letzteren Umstande muss es wohl zugeschrieben werden, weshalb bei Grylliden und überhaupt auch bei anderen Orthopteren, bei denen die Verhältnisse ähnlich liegen, die Anlagen des Mitteldarmepithels so leicht übersehen werden konnten resp. mannigfache irrtümliche Schlüsse veranlasst haben.

Das Auswachsen der vorderen und hinteren Epithellamelle bietet nichts Neues und führt schliesslich zu einer vollständigen Umwachsung des Dotters, der dann in dem Darmlumen eingeschlossen ist.

Es lässt sich aber bei den Grillen dieser ganze Vorgang nicht mit derselben Deutlichkeit wie z. B. bei *Forficula* beobachten, und zwar eben wegen der Kleinheit der Epithelzellen. Während die letzteren bei *Forficula*, sobald sie sich dem Dotter angelegt, ganz charakteristische Strukturveränderungen zeigten, ist dies bei den Grillen nur an den beiden, an Vorder- und Enddarm angrenzenden Abschnitten der Fall. Hier werden die Zellen viel grösser, succulenter und bilden ein umfangreiches, nach innen (gegen den Dotter) vorspringendes Epithelpolster. Anders verhält es sich dagegen mit dem mittleren Abschnitt. Letzterer wird relativ spät von den von vorn und von hinten auswachsenden Epithelzellen überkleidet, und dieselben bleiben in diesem Abschnitt auch noch eine längere Zeit hindurch abgeplattet, wodurch sie den sie umhüllenden, zur Muscularis werdenden Mesodermzellen ähneln.

Dieses Verhalten, welches übrigens bei *Forficula* andeutungsweise bereits auch vorhanden war, ist ein Beweis dafür, dass das Mitteldarmepithel im vorderen und hinteren Teile, gemäss seiner frühzeitigeren Entstehung, auch zuerst eine assimilatorische Thätigkeit entwickelt, während dies in der mittleren Partie des Körpers erst sehr viel später der Fall ist.

In Uebereinstimmung mit der andersartigen Entwickelung des Mitteldarmepithels zeigt sich bei den Grillen auch ein abweichendes Verhalten des Dotters. Letzterer besteht, wenn sich die beiden Epithelpolster bereits entwickelt haben, noch nach wie vor aus grossen polygonalen oder rundlichen Dotterballen, zwischen denen die charakteristischen grossen Dotterzellen sich vorfinden.

Bis kurz vor dem Ausschlüpfen der Larven bleibt der Mitteldarm mit dem in ihm enthaltenen Dotter auf dieser gewissermassen noch ganz niedrigen Entwickelungsstufe stehen (Fig. 88). Erst dann zeigen sich Veränderungen. Es löst sich die Dottermasse, vom Centrum beginnend, auf, die Dotterschollen fliessen zusammen und bilden eine feinkörnige Detritusmasse. Sonderbarerweise gehen aber bei diesem Vorgange die Dotterzellen nicht zu Grunde, sie ziehen vielmehr ihre Fortsätze ein, runden sich ab und legen sich in einschichtiger Lage dem Darmepithel an. Die Zellen des letzteren werden nun erst in der ganzen Ausdehnung des Mitteldarmes gross und succulent, so dass das eigentliche Darmepithel jetzt überall scharf und deutlich differenzirt ist. Zum Schluss werden dann noch die vordere und hintere Grenzlamelle aufgelöst.

In diesem Stadium kriechen die jungen Larven aus. Bemerkenswert ist, dass im Gegensatz zu anderen Insekten ihr Darm noch ganz mit der zerfallenen Dottermasse angefüllt ist. Da auch die Dotterzellen nicht, wie gewöhnlich, während der Embryonalzeit aufgelöst wurden, so sind natürlich auch sie noch im Darm der Larve anzutreffen.

Sie erhalten sich dort längere Zeit und ordnen sich zu einer regelmässigen Schicht an, so dass sie unter dem eigentlichen Darmepithel gewissermassen eine zweite innere Epithelschicht bilden (Fig. 91 *dz*).

Dieses Dotterepithel ist erst bei älteren Larven verschwunden.

3. *Gryllotalpa.*

Die Entwickelungsgeschichte des *Gryllotalpa*-Darmes braucht von mir nicht eingehender behandelt zu werden, weil bereits andere Forscher sich mit diesem Gegenstand beschäftigt haben.

Es war zuerst Korotneff (85), welcher in einer Arbeit über die Embryonalentwickelung der *Gryllotalpa* besonders auch der Entstehung des Darmkanals seine Aufmerksamkeit zuwandte. Obwohl Korotneff im allgemeinen richtige Angaben über die Entwickelung der Dotterzellen, sowie über die Anlage von Vorder- und Enddarm macht, so kam er doch hinsichtlich der Genese des Mitteldarmepithels zu dem merkwürdigen Resultat, dass dasselbe aus eingewanderten Blutzellen hervorgehen solle. Der Mitteldarm ist somit nach Korotneff als ein Mesodermgebilde anzusehen.

Die Korotneff'schen Ergebnisse, welche übrigens wohl schon von vornherein den Stempel der Unglaubwürdigkeit trugen, sind in sachgemässer Weise zuerst von Graber (90) zurückgewiesen worden, welcher teils auf Grund von Untersuchungen an *Gryllotalpa*, teils von solchen an anderen Insekten die Ansicht ausspricht, dass das Mitteldarmepithel der Maulwurfsgrille eine Abzweigung des ektodermalen Epithels von Stomo- und Proctodäum sein könne.

Hiermit wurde von Graber, wie ich durch eigene Untersuchungen festgestellt habe, vollständig das Richtige getroffen. Die Entstehung des Mitteldarmes von *Gryllotalpa* stimmt eben in jeder Beziehung mit der von *Gryllus* überein.

Die von Korotneff am Oesophagus von *Gryllotalpa* beobachteten „blattförmigen Bildungen" sind nichts weiter als die von mir bei *Gryllus* beschriebenen polsterförmigen Verdickungen der vorderen Epithellamelle, welche bei letzterem Insekt allerdings nicht so stark hervortreten.

Auch das bei *Gryllus* erwähnte Anlegen der Dotterzellen an die Darmwand und das Vorhandensein von Dotter im Darm junger Larven findet sich bei *Gryllotalpa* wieder. Bei letzterer Form kommt die definitive Ausbildung des Darmkanals und besonders das Auswachsen und die Vereinigung der beiden Epithellamellen sogar überhaupt erst in postembryonaler Zeit zustande.

Es verdient erwähnt zu werden, dass Korotneff (94) infolge einer vorläufigen Publikation (94) meiner Beobachtungen über die Darmbildung bei Insekten, Veranlassung genommen hat, seine früheren irrtümlichen Beschreibungen zu Gunsten der letztgenannten Befunde zurückzuziehen.

4. *Periplaneta.*

Die Bildung von Vorder- und Enddarm geht bei *Periplaneta* in der bekannten Weise vor sich. Nur ist hier das Stomodäum schon zu einer tiefen und umfangreichen Einstülpung geworden, wenn erst am hintersten Ende des Keimstreifens die Anlage des Proctodäums bemerkbar wird. In dem Stadium der Fig. 61 ist allein erst das Stomodäum entwickelt.

Bei *Periplaneta* bleiben wie bei *Gryllus* die proximalen Enden von Proctodäum und Stomodäum von jeglicher Mesodermbekleidung frei und senken sich unmittelbar in den Dotter ein.

Nach beendeter Segmentirung entsteht am proximalen Ende des Stomodäums ein kleiner, nach hinten gerichteter, buckelförmiger Vorsprung (Fig. 58 *stp*). Unmittelbar oberhalb des letzteren tritt eine Art Ruptur ein, in der Weise, dass die ganze, gegen den Dotter gewendete Wandschicht des Stomodäums dadurch abgetrennt wird. Diese Schicht ist es, welche, wie bei *Gryllus* und *Forficula*, am Dotter entlang auswächst und zur vorderen Epithellamelle wird.

Der unmittelbare Uebergang der Zellen der Epithellamelle in die Ektodermzellen des Stomodäums ist bei *Periplaneta* selbst in späteren Stadien noch mit ausserordentlicher Deutlichkeit zu erkennen.

Fig. 59 führt einen Sagittalschnitt durch das Stomodäum eines weiter entwickelten Embryos vor Augen. Der Schnitt ist in tangentialer Richtung durch die Wand des Stomodäums geführt worden, man sieht nun gerade hierbei deutlich, wie die Zellen des letzteren sich an der betreffenden Stelle schräg stellen, um den allmählichen Uebergang in die Epithellamelle (*eplv*) zu vermitteln.

Die Bildung der hinteren Epithellamelle vom Proctodäum aus findet in ganz entsprechender Weise statt (Fig. 60 *eplh*).

Die ursprüngliche Zahl der Malpighi'schen Gefässe beträgt auf jeder Seite 2. Hinsichtlich ihrer Entstehung ist nichts Besonderes zu bemerken.

Dass etwa die Epithellamellen nicht aus Stomo- und Proctodäum hervorwachsen, sondern in den diese letzteren umgebenden Teilen des Mesoderms ihren Ursprung finden, ist auch bei *Periplaneta* als ausgeschlossen zu betrachten. Wie bei den Grillen sind bei *Periplaneta* die Mesodermzellen (*mm*) ebenfalls durch ihre stärkere Färbung ohne Schwierigkeit von den Ektodermzellen zu unterscheiden (Fig. 59, 60).

Eher könnte höchstens bei *Periplaneta* daran gedacht werden, dass einzelne Blutzellen, welche sich, wie oben erwähnt. zum Teil der Dotteroberfläche angelagert hatten, in die Epithellamellen übergingen und zu deren Vergrösserung beitrügen. Dies ist aber unwahrscheinlich, denn wenn sich die Blutzellen auch nicht in so überzeugender Weise wie bei anderen Insekten unterscheiden lassen, so können sie doch meist ganz gut durch ihre Grösse und stärkere Tinktionsfähigkeit gerade von den Epithelzellen des Mitteldarmes auseinandergehalten werden.

Die weitere Ausbreitung der beiden Epithellamellen, ihre Vereinigung und das schliessliche Umwachsen des Dotters geht bei *Periplaneta* genau so wie bei *Forficula* und *Gryllus* vor sich.

In Uebereinstimmung mit der letzteren Form bildet das Epithel auch hier am Stomodäum und Proctodäum sog. Polster, während in der Mitte des Darmes die Epithelzellen zunächst noch flach und niedrig bleiben (Fig. 92). Aber schon lange vor Ablauf der Embryonalentwickelung, und zwar dann, wenn der Dotter aufgelöst wird, gewinnt das Mitteldarmepithel überall eine gleichmässige kubische Gestalt. An dem an das Stomodäum angrenzenden Teil, welcher früher durch das vordere Epithelpolster gekennzeichnet war, bilden sich nunmehr divertikelartige Ausstülpungen, die zu den bekannten, an der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm befindlichen Drüsenanhängen (sog. Leberdrüsen) der Schabe werden.

Aehnlich wie bei den Grylliden legen sich auch bei *Periplaneta* die bei Auflösung des Dotters frei werdenden Dotterzellen der Darmwand an. Es geschieht dies aber nur von seiten derjenigen Zellen, welche nicht zu der früher besprochenen Stäbchenansammlung in Beziehung getreten waren. Bei *Periplaneta* kommt es niemals zu einer regelmässigen epithelialen Anordnung dieser Dotterzellen, und ferner zerfallen dieselben schon sehr frühzeitig wieder, längere Zeit vor dem Ausschlüpfen der Larven, in deren Darmkanal nur noch ganz geringe Dotterüberreste vorhanden sind.

Eine eigenartige Erscheinung ist ferner, dass bei *Periplaneta* (und auch bei anderen Blattiden) der Dotter während des Embryonallebens nicht ausschliesslich im Mitteldarm verbleibt.

Zur Zeit nämlich, wenn die Dotterzellen sich auflösen, geht auch die vordere und hintere Grenzlamelle (*grlv*, *grlh*) zu Grunde, welche bis dahin als Scheidewand zwischen Stomo- resp. Proctodäum und Mitteldarm gedient hatte. Die Zellen der Grenzlamelle zerfallen bei *Periplaneta* sofort (bei *Phyllodromia* lagern sie sich anfangs rings um das Stomodäum dem vorderen Epithelpolster auf). Von den zerfallenden Dotterballen rinnt sogleich durch die nunmehr geöffnete Pforte eine feinkörnige Detritusmasse in den, im hinteren Teil schon kropfartig erweiterten, Vorderdarm hinüber.

Diesen Vorgang veranschaulicht Fig. 92. Die Grenzlamelle (*grlv*) ist hier erst in der Mitte durchbrochen, man sieht, dass bereits kleine Dottertropfen und Gerinnsel durch die Lücke hindurchtreten, um durch den rüsselartig ausgebildeten Endteil des Vorderdarmes in dessen erweiterten Abschnitt zu gelangen.

Bis zum Schluss der Embryonalentwickelung lassen sich daher wie im Mittel- so auch im Vorderdarm Dotterbestandteile auffinden [1]).

Es könnte dies die Frage nahe legen, ob auch in dem Vorderdarm eine Assimilation von Dottersubstanz stattfinden kann.

Für theoretisch unmöglich dürfte ein solches Verhalten gewiss nicht anzusehen sein, weil die Epithelschichten von Vorder- und Mitteldarm genetisch gleichwertige Bildungen sind. Im vorliegenden Falle ist indessen eine Resorption im Vorderdarm wohl ausgeschlossen, denn die Epithelschicht des letzteren hat, wenn der Dotter eintritt, bereits eine feine Chitincuticula ausgeschieden. Ueberdies unterscheidet sich das hohe Cylinderepithel des Vorderdarms in sehr wesentlicher Weise von dem assimilirenden, stets kubischen oder abgeplatteten Mitteldarmepithel.

Der Vorderdarm wird also nur vorübergehend als Reservoir für den Dotter verwendet, und der letztere fliesst, wenn er verdaut werden soll, ohne Zweifel wieder in den Mitteldarm zurück.

Ein Eintreten von Dottersubstanz in den Enddarm findet nicht oder doch nur in ganz verschwindend geringem Masse statt.

5. *Phyllodromia.*

Der Darmkanal von *Phyllodromia germanica* entsteht, wie dies übrigens wohl kaum anders erwartet werden kann, in genau derselben Weise wie bei *Periplaneta.*

Zugegeben werden muss, dass bei *Phyllodromia* die Darmbildung wegen der Kleinheit der Embryonen nicht so leicht zu verfolgen ist.

Um eine vollständige Wiederholung des oben für *Gryllus* und *Periplaneta* Gesagten zu vermeiden, sehe ich von einer nochmaligen Schilderung ab und verweise nur auf die Abbildung (Fig. 57) eines Querschnittes, welcher durch das proximale Ende des Stomodäums von *Phyllodromia* gelegt wurde.

Man sieht, dass auch bei *Phyllodromia* die Trennung zwischen den Ektodermzellen des Stomodäums (*stp*) und seiner mesodermalen Bekleidung (*mm*) eine deutlich und leicht erkennbare ist. Auch hier reicht das Mesoderm nicht bis zum blinden Ende des Vorderdarmes, an welchem die Ektodermzellen in die auswachsende Epithellamelle (*eplv*) übergehen.

Die Entwickelung des Mitteldarmes ist bei *Phyllodromia* bereits von Wheeler und Cholodkowsky studirt worden. Während Ersterer (89) bei dem immerhin ziemlich schwierigen Objekt zu keinem bestimmten Resultate gelangen konnte, glaubte Cholodkowsky (87) sich anfänglich davon überzeugt zu haben, dass die Epithelschicht des Mitteldarms in der ganzen Länge des Körpers von den Somitenwandungen abgespalten würde, und zwar immer von dem Teil derselben, welcher schliesslich zur splanchnischen Mesodermschicht wird.

In einer späteren ausführlichen Arbeit (91) tritt dann Cholodkowsky ebenfalls für den bipolaren Ursprung des Mitteldarmepithels ein, aber letzteres soll, und hierin wird man ihm nicht beipflichten dürfen, von der (Ento-)Mesodermschicht abstammen.

---

1) Ein entsprechendes Verhalten weisen auch die Larven von *Gryllotalpa* auf.

An Querschnitten durch die hintere Schlundwand ist nach dem genannten Autor eine Grenze zwischen den Ekto-, Ento- und Mesodermzellen nicht zu unterscheiden, und dies ist an den von ihm gegebenen Abbildungen allerdings thatsächlich nicht der Fall. Dass aber solche Bilder nur in Folge einer ungeeigneten Konservirung entstehen, beweist die oben erläuterte Fig. 57.

Die hintere Mitteldarmanlage soll nach CHOLODKOWSKY aus der mesodermalen Bekleidung des Enddarmes hervorgehen und nach vorn in Gestalt von zwei Zellensträngen auswachsen.

Die Figuren, welche CHOLODKOWSKY hiervon gegeben (Fig. 73 und 74 *en* seiner Arbeit), lassen indessen klar erkennen, dass das, was der Verfasser für die hinteren Schenkel der „Entodermanlage" hielt, in Wirklichkeit nichts anderes als die mesodermalen Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüse sind.

Auch die weitere Darstellung von CHOLODKOWSKY stimmt mit den thatsächlichen Verhältnissen nicht ganz überein. So sollen die Entodermstränge sich so innig an die Somitenwandungen anschmiegen, dass zwischen beiden keine Grenze nachzuweisen ist. Ja, es soll ferner nicht ausgeschlossen sein, dass diese Stränge seitens der Ursegmentwandungen einen nachträglichen Zuwachs erhalten. Möglicherweise wurden von CHOLODKOWSKY Zellen der splanchnischen Mesodermschicht irrtümlich für Mitteldarmepithel gehalten.

6. *Ectobia.*

Die Untersuchungen, welche ich über die Bildung des Mitteldarmes dieser Form angestellt habe, führten zu den gleichen Ergebnissen wie bei *Periplaneta* und *Phyllodromia.* Auch bei *Ectobia* lässt sich der Mitteldarm auf 2 Zellenstreifen zurückführen, die aus den stomodäalen und proctodäalen Epithelschichten hervorgehen. Die auswachsenden Lamellen vereinigen sich ungefähr in der Körpermitte, womit dann der mittlere Darmabschnitt fertig gestellt ist.

II. Vergleichende Uebersicht über die Bildung des Darmkanals bei den Insekten.

In dem vorigen Kapitel ist die Entstehung des Darmkanals von *Forficula*, sowie von Vertretern zweier verschiedener Orthopterenfamilien geschildert worden. Ich habe den Nachweis geführt, dass zunächst Vorder- und Enddarm sich als Ektodermeinstülpungen entwickeln, und dass weiterhin durch Auswachsen zweier vom Vorder- und Enddarm ausgehender Zellenschichten sich auch der Mitteldarm anlegt[1]).

Bei den von mir untersuchten Insekten ist somit der ganze Darmtraktus ausschliesslich ektodermaler Natur.

Wenn nun der Mitteldarm schon gegen Ende der Embryonalzeit trotz des übereinstimmenden Ursprungs in histologischer Beziehung nicht unerheblich von Vorder- und Enddarm abweicht, so sind diese Strukturunterschiede nur auf physiologische Prozesse zurückzuführen. Die beginnende Resorption von Nährsubstanzen eine Funktion, die, wie es scheint, allein dem mittleren Darmabschnitt zukommt, bedingt zweifellos in diesem die andersartige Gestaltung der Epithelschicht.

Es wird sich nunmehr fragen, inwieweit meine Angaben mit denen früherer Untersucher im Einklang stehen, und es wird sich weiter darum handeln, die bisherigen Ergebnisse, soweit dies eben thunlich, untereinander in Beziehung zu setzen, um womöglich schon jetzt eine gewisse Uebereinstimmung anzubahnen.

Bekanntlich ist gerade die Bildung des Insektendarmes von jeher in der verschiedenartigsten Weise beschrieben worden. Es liegt nun nicht in meiner Absicht, sämmtliche Litteraturangaben ausführlich zu berücksichtigen, sondern es kann hier nur auf die wichtigsten Arbeiten eingegangen werden.

Im wesentlichen sind, wie dies auch CHOLODKOWSKY (91) hervorhebt, drei Hauptauffassungen zu unterscheiden, deren Vertreter sich je für einen besonderen Bildungsmodus des Mitteldarms ausgesprochen

1) Es kommen hier selbstverständlich nur die Epithelschichten des Darms in Frage. Die dem letzteren angehörenden Muskellagen werden natürlich auf andere Weise gebildet.

haben. Die Entwickelung von Vorder- und Enddarm wurde dagegen, wie ich wohl kaum hervorzuheben brauche, von allen Autoren in übereinstimmender Weise geschildert.

1) Das Mitteldarmepithel stammt von Dotterzellen ab. Vertreter: Dohrn (66, 76); Mayer (76); Graber (79); Balfour (80); Hertwig (81); Tichomiroff (82, 90 und 91); Patten (84); Ayers (84); Will (88); Tichomirowa (90).

2) Das Mitteldarmepithel entsteht aus der (Ento-)Mesodermschicht. Vertreter: Tichomiroff (79); Grassi (84); Korotneff (85); Kowalevsky (86); Nusbaum (86, 88); Heider (85, 89); Graber (88b, 89); Cholodkowsky (88, 91); Wheeler (89, 93); Ritter (90).

3) Das Mitteldarmepithel bildet sich durch Wucherungen des Stomo- und Proctodäums. Vertreter: Ganin (74); Witlaczil (84); Voeltzkow (89); Graber (89, 91, 91a); Heymons (94).

Die zuerst genannte Auffassung ist gleichzeitig die älteste, wird aber gegenwärtig als die am wenigsten wahrscheinliche angesehen. Sie beruht zum grossen Teil auf Angaben aus früherer Zeit, denen indessen schon um deswillen nicht viel Wert beigemessen werden kann, weil den damaligen Beobachtern bei der Bearbeitung des schwierigen Problems nur unzulängliche technische Hülfsmittel zu Gebote standen.

Als Beispiel verweise ich auf die Ergebnisse von Graber, welcher anfänglich für die Abstammung des Mitteldarmepithels von Dotterzellen sich ausgesprochen hatte, während er später selbst bei eingehenderen Untersuchungen zu wesentlich abweichenden Anschauungen gelangt ist.

In entsprechender Weise würde auch ohne Zweifel bei einer nochmaligen Bearbeitung der von Patten (84) untersuchten Phryganiden, sowie des von Ayers (84) studirten *Oecanthus* ein andersartiger Ursprung des Mitteldarmepithels nachgewiesen werden können.

Betreffs der letzteren Form halte ich dies schon um deswillen für völlig sicher, weil Ayers auf die Genese des Darmepithels überhaupt nicht im einzelnen sein Augenmerk gerichtet hatte, und weil vor allem bei dem mit *Oecanthus* ganz nahe verwandten *Gryllus* die ektodermale Herkunft des Mitteldarmepithels ohne Zweifel feststeht.

In neuerer Zeit tritt hauptsächlich nur noch Tichomiroff dafür ein, dass die Dotterzellen resp. ihre Abkömmlinge zum Darmdrüsenblatt werden. Die verschiedenen Abhandlungen dieses Forschers will ich hier nicht im einzelnen besprechen. Sie sind schon zum Teil von Graber (90) kritisirt worden, und es stehen dieselben auch hinsichtlich der Mesodermbildung und anderer Punkte vielfach in so schroffem Gegensatz zu unseren jetzigen Anschauungen, dass ein Zweifel an der Richtigkeit der von Tichomiroff gegebenen Deutungen wohl kaum zu unterdrücken ist.

Mit sehr viel mehr Bestimmtheit sprechen dagegen die Befunde von Will (88) dafür, dass bei den Aphiden es Dotterzellen sind, welche sich sowohl dem Stomo- wie dem Proctodäum anlegen und hierauf die Epithelschicht des Mitteldarms bilden.

Ein derartiger Vorgang bei den auch sonst in vielfacher Beziehung recht abweichende Verhältnisse aufweisenden Aphiden wird gewiss a priori nicht als ganz unwahrscheinlich gelten können. Immerhin müssen auch die Will'schen Beobachtungen erst durch erneute Untersuchungen eine Bestätigung erfahren, zumal Witlaczil (84) bei denselben Insekten sich von dem ektodermalen Ursprung des Darmepithels überzeugt hatte.

Zieht man einen Schluss aus den bis jetzt vorliegenden Ergebnissen, so ist zu sagen, dass die Umwandelung von Dotterzellen in die definitiven Epithelzellen des Mitteldarms bisher noch in keinem Falle sicher nachgewiesen wurde.

Eine solche Umwandelung kann vielleicht bei den Aphiden noch als zweifelhaft betrachtet werden, bei allen anderen bisher untersuchten Insekten ist sie aber jedenfalls ausgeschlossen. Ich berufe mich hier auf die von verschiedenen Seiten sicher festgestellte Degeneration der Dotterzellen, sowie auf den schon frühzeitig eintretenden, ganz abweichenden Teilungsprozess derselben auf amitotischem Wege, welcher in diesem Falle schon von vornherein auf ihren späteren Untergang hindeuten dürfte.

Es ist jetzt die zweite Ansicht zu betrachten.

Das Mitteldarmepithel soll nicht aus den Dotterzellen, sondern aus der inneren Schicht des Insektenkeimstreifens hervorgehen, welche in verschiedener Weise als unteres Blatt, Mesoderm, Entomesoderm, primäres Entoderm, Ptychoblast u. s. w. bezeichnet worden ist.

Wir können hier wieder zwei differente Auffassungen unterscheiden. Nach der einen wird das Mitteldarmepithel in der ganzen Länge des Körpers von den Ursegmentwandungen abgespalten, nach der anderen entsteht es dagegen nur in der Nähe von Vorder- und Enddarm, hat somit einen bipolaren Ursprung.

Die erstgenannte Ansicht ist wieder die ältere, aber ist jetzt wohl von der überwiegenden Mehrzahl der Forscher bereits aufgegeben.

Eine Bildung des Mitteldarmepithels in der ganzen Ausdehnung der Mesodermschicht wurde anfangs von Kowalevsky (71) und im wesentlichen auch von Heider (85) für *Hydrophilus*, von Graber (88b, 89) für *Stenobothrus*, von Cholodkowsky (88) für *Phyllodromia*, sowie von Ritter (90) für *Chironomus* beschrieben. Mit Ausnahme des letzteren Autors haben aber alle anderen bei erneuten und weitergehenden Untersuchungen den bipolaren Ursprung des Mitteldarmes richtig erkannt.

Es kann somit kaum einem Zweifel unterliegen, dass die von Ritter für *Chironomus* gegebene Darstellung von der Bildung des Mitteldarmepithels nicht zutreffend ist. Dasselbe wird hier nicht aus der Entomesodermschicht durch Ablösen von „Segmentwülsten" hervorgehen, sondern wir werden um so mehr berechtigt sein, auch bei *Chironomus* eine bipolare Anlage des Darmepithels anzunehmen, als eine solche von Kowalevsky (86) und Voeltzkow (89) für *Musca* und von Graber (89) für eine ganze Anzahl anderer Dipteren in überzeugendster Weise nachgewiesen wurde.

Die getrennten Anlagen des Mitteldarmes aus dem am vorderen und hinteren Ende befindlichen Mesoderm hat zuerst Grassi (84) für *Apis* beschrieben. Dieser Forscher hat sich damit gleichzeitig das bleibende Verdienst erworben, zum ersten Male bei einem Insekt den bipolaren Ursprung des mittleren Darmabschnittes klar dargelegt zu haben.

Es folgten dann die so berühmt gewordenen Untersuchungen von Kowalevsky (86) an *Musca*. Das Mitteldarmepithel geht dem bekannten Embryologen zufolge aus zwei uhrglasförmigen Anlagen hervor, welche dem unteren Blatte angehören. Sie werden von dem eindringenden ektodermalen Stomodäum und Proctodäum ins Innere geschoben.

Eine Bestätigung haben diese Angaben von Kowalevsky bisher jedoch nicht gefunden. Es hat sich vielmehr Voeltzkow (89) dahin ausgesprochen, dass bei *Musca* die Mitteldarmanlage nicht dem Entomesoderm entstamme, sondern aus dem Stomo- und Proctodäum selbst hervorgehe.

Einige Irrtümer, welche in der Voeltzkow'schen Darstellung enthalten waren, wurden darauf von Graber (89) richtig gestellt. Aber auch dieser schliesst sich nicht etwa der Kowalevsky'schen Auffassung an, sondern bestätigt vielmehr für die hintere Mitteldarmanlage gerade im wesentlichsten Punkte die Beobachtungen von Voeltzkow.

Bezüglich der vorderen Anlage musste Graber die Frage zunächst noch unentschieden lassen, es ist aber zu berücksichtigen, dass seine Abbildungen weit mehr zu Gunsten als gegen Voeltzkow sprechen, was er später noch ausdrücklich hervorgehoben hat (90, p. 35).

Nach den bisherigen Untersuchungen zn urteilen, ist es daher in hohem Grade unwahrscheinlich, dass das Mitteldarmepithel der Musciden aus dem unteren Blatt (Entomesoderm) entsteht.

Es wurden hierauf eine Anzahl von Beobachtungen an Coleopteren veröffentlicht.

Zunächst war es Graber (89), der bei *Lina* den Beweis zu führen suchte, dass die vordere und hintere Mitteldarmanlage aus dem Ptychoblast (Entomesoderm) hervorgehe. Ueberzeugend war die gegebene Beschreibung aber keineswegs, und es hat überdies Graber selbst in seiner letzten Arbeit (91) die Natur der damals von ihm als Darmanlage geschilderten Gebilde als „sehr fragwürdig" hingestellt.

Auf Grund einer sehr eingehenden und sorgfältigen Prüfung der durchaus nicht leicht zu lösenden Frage gelangte dagegen Heider (89) an *Hydrophilus* wieder zu demselben Ergebnis, welches seiner Zeit Kowalevsky an *Musca* erhielt.

Aber selbst in diesem Falle wird man die Möglichkeit einer vom ektodermalen Vorder- und Enddarm ausgehenden Bildung des Mitteldarmepithels nicht von der Hand weisen können. Ich möchte darauf aufmerksam machen, dass Heider ausdrücklich (p. 41) den überaus innigen Zusammenhang zwischen der vorderen (Entoderm-)Mitteldarmanlage und der Vorderdarmeinstülpung hervorgehoben hat, zwischen denen

eine Grenze faktisch kaum zu bemerken sei. Eine solche fehlt auch bei der hinteren Anlage, welche ihrerseits „mit dem Enddarm dicht verwachsen ist“. Zu Gunsten der von mir geäusserten Vermutung können besonders noch die neueren Befunde von GRABER (91) herangezogen werden. Derselbe hält nämlich speziell die hintere Mitteldarmanlage von *Hydrophilus* für „eine Wucherung, bezw. Abzweigung des proctodäalen Epithels“ [1]).

Die Entstehung des Mitteldarmepithels aus einer Entomesodermschicht darf also auch bei *Hydrophilus* auf keinen Fall als erwiesen gelten.

Sehr viel wahrscheinlicher ist es dagegen, dass bei diesem Insekt das betreffende Epithel aus der Vorder- und Enddarmeinstülpung hervorgeht.

Das KOWALEVSKY'sche Schema der Darmbildung hat weiter eine scheinbare Bestätigung durch Untersuchungen an *Doryphora* gefunden. Die von WHEELER (89) gegebene Beschreibung bezieht sich hauptsächlich auf die Bildung der hinteren Entoderm-(Mitteldarm-)Anlage.

Die letztere soll aus Zellen hervorgehen, welche aus einer grubenförmigen, am Hinterende befindlichen Vertiefung einwandern.

Da ich über keine eigenen Beobachtungen an *Doryphora* oder verwandten Insekten verfüge, kann ich die Richtigkeit der WHEELER'schen Deutung nicht in Abrede stellen, ich möchte aber gleichwohl wenigstens auf die Möglichkeit hinweisen, dass speziell die in Fig. 87 der Taf. XX von WHEELER abgebildete Vertiefung einer Geschlechtsgrube entspricht, womit dann die Entodermzellen nicht als solche, sondern als Genitalzellen angesehen werden müssten.

Jedenfalls steht es aber fest, dass sich bei *Doryphora* die Darmanlagen an der Stelle bilden, an welcher auch Stomo- und Proctodäum zum Vorschein kommen, und, wie WHEELER betont, bereits zu einer Zeit, in welcher eine eigentliche Sonderung der Keimblätter überhaupt noch nicht Platz gegriffen hat.

Die sodann von CHOLODKOWSKY (91) für *Phyllodromia* gegebene Beschreibung von der Entstehung des Mitteldarmes aus dem unteren Blatt habe ich bereits im speciellen Teil als irrtümlich nachweisen können.

Für *Xiphidium* hat in neuerer Zeit WHEELER (93) ebenfalls ganz ähnliche Mitteilungen gemacht, wie früher für *Doryphora*. Aber weder der gegebene Text noch die drei zur Erläuterung dienenden Figuren (Pl. IV, Fig. 32—34) können als beweisend gelten, dass dasjenige, was der Autor als Entomesoderm bezeichnet, denn auch wirklich später zur Mitteldarmanlage wird [2]).

Das Resultat des gegebenen Ueberblickes ist, dass die Annahme einer Entstehung des Mitteldarmepithels aus dem unteren Blatt, welche bis zur Gegenwart, ich kann sagen, wohl fast allgemein, als eine schon fest und sicher begründete Thatsache betrachtet wurde, in Wirklichkeit denn doch nur auf recht schwankenden und unsicheren Beobachtungen beruht.

Soweit die bezüglichen Angaben der verschiedenen Forscher sich nicht als unrichtig bereits herausgestellt haben, geht aus denselben im wesentlichen nur hervor, dass das Darmepithel in manchen Fällen schon sehr frühzeitig auftritt, und zwar hat sich hierbei stets die interessante Thatsache bestätigt gefunden, dass das Epithel des Mitteldarms von vornherein eine gewisse Beziehung zum Vorder- und Enddarm aufweist.

Diese Beziehung äussert sich allerdings bisweilen nur darin, dass die Darmanlagen genau an der gleichen Stelle hervortreten, an der später auch Stomo- und Proctodäum erscheinen.

Ich werde auf diesen Punkt noch zurückzukommen haben.

---

1) GRABER sagt dann weiter: „Wie dies bereits VOELTZKOW für *Musca* und *Melolontha* hervorhob, zeigen hier (*Hydrophilus*) insbesondere, wenigstens in gewissen Stadien, die Elemente der beiden Entodermanlagen eine völlige Uebereinstimmung sowohl mit den procto- als den stomodäalen Epithelzellen, während sie sich — — — schon frühzeitig sehr wesentlich von den Mesodermzellen unterscheiden.“

2) In der Darstellung scheint sich überdies WHEELER in einen gewissen Widerspruch zu verwickeln. p. 7 sagt er von den Zellen des unteren Blattes: The infolded cells give rise to the mesoderm and also, I believe, to the entoderm. p. 39, nachdem er die grosse Schwierigkeit, brauchbare Schnitte während der kritischen Stadien zu erhalten, hervorgehoben hat: I can however affirm that the invaginated cells give rise to both entoderm and mesoderm.

Es ist endlich noch die dritte Anschauung zu besprechen, nach welcher es ausschliesslich Stomo- und Proctodäum sind, die den ganzen Mitteldarm liefern.

Oben wurde bereits erwähnt, dass Voeltzkow (89) dahin gehende Angaben für *Musca* gemacht hat, und dass dieselben von Graber (89) auch für andere Musciden im wesentlichen bestätigt werden konnten.

Den gleichen Bildungsmodus des Mitteldarmes beobachtete Voeltzkow ferner noch bei *Melolontha* (89), Graber (90) seinerseits wieder sieht ihn auch für *Hydrophilus* als wahrscheinlich an.

Auf die ebenfalls in dieser Beziehung ganz entsprechenden Resultate von Ganin (74) und Witlaczil (84) ist vielleicht kein Gewicht zu legen, denn sie erscheinen noch nicht hinreichend begründet. Für sehr wesentlich muss ich dagegen die letzten Mitteilungen von Graber (91) über *Stenobothrus* halten. Die Schilderung, welche letzterer von der Entwickelung des Mitteldarmes dieses Acridiers gegeben, stimmt nämlich in vieler Beziehung mit meinen eigenen Beobachtungen an *Gryllus* so genau überein, dass für mich die Richtigkeit der Graber'schen Ergebnisse keinem Zweifel mehr unterworfen sein kann [1]).

Diese Uebereinstimmung deutet wohl darauf hin, dass die Bildung des Mitteldarmepithels aus dem schon tief ins Innere eingedrungenen Vorder- und Enddarm, wie ich sie für Vertreter von Blattiden und Grylliden, Graber für einen solchen der Acrididen beschrieb, bei den Orthopteren überhaupt ein weit verbreitetes Verhalten darstellt.

Schon bei *Forficula* vollzieht sich die Bildung des Mitteldarmepithels in einer etwas abweichenden Weise, durch welche gewissermassen ein Uebergang von den Orthopteren zu den Coleopteren vermittelt wird [2]).

Der Unterschied, im Vergleich mit den genannten Orthopteren, liegt besonders darin, dass bei *Forficula* die Absonderung des Mitteldarmepithels frühzeitiger stattfindet. Vorder- und Enddarm sind erst kleine säckchenförmige Vertiefungen, wenn schon aus ihnen das Darmepithel, und zwar in Gestalt von umfangreichen zelligen „Anlagen", hervorwuchert.

Ein ähnliches Verhalten dürfte auch bei vielen Käfern die Regel darstellen. Es sprechen hierfür z. B. die von Patten (88) Pl. IX, Fig. 20—22 abgebildeten Schnitte durch das Stomodäum von *Acilius*.

In anderen Fällen scheint aber bei den Coleopteren die Absonderung der betreffenden Zellenwülste, welche zu den Mitteldarmanlagen werden, in noch etwas früheren Entwickelungsstadien einzutreten. Als Beispiel führe ich *Doryphora* an. Den Wheeler'schen Untersuchungen zufolge hat sich bei diesem Insekt, wenn die Mitteldarmanlagen sich zeigen, die Sonderung in Ektoderm und Mesoderm noch gar nicht einmal vollzogen, sondern beide Schichten gehen noch kontinuirlich ineinander über.

Dies scheint auch bei gewissen Wanzen vorzukommen. So sollen nach Karawaew (94) bei *Pyrrhocoris* die Mitteldarmanlagen zu derselben Zeit sich absondern, in welcher auch das Mesoderm entsteht.

Wenn nun, wie in den letzteren Fällen, die Mitteldarmanlagen genau gleichzeitig mit dem Mesoderm vom Ektoderm abgetrennt werden, so ist es nicht zu verwundern, dass dann eine gewisse Schwierigkeit darin bestehen muss, die Darmanlagen überhaupt von dem Mesoderm zu unterscheiden. Diese Schwierigkeit ist nun bis jetzt die Veranlassung zu beinahe all den vielen Streitfragen und den zahlreichen, sich widersprechenden Meinungen auf dem in Rede stehenden Gebiete gewesen.

Es hat sich Korotneff (94) auf den Standpunkt gestellt, dass man im Falle einer derartigen, gleichzeitigen Sonderung dem Mitteldarm einen „mesodermalen" Ursprung zuzuschreiben habe. Die Berechtigung zu einer solchen Benennung braucht hier nicht diskutirt zu werden, sie scheint übrigens von Korotneff auch wohl zum Teil nur deswegen verteidigt zu sein, um eine früher irrtümlich von ihm gemachte Angabe rechtfertigen zu können.

1) Nach einer Betrachtung der mir überlassenen Graber'schen Originalpräparate habe ich mich selbst von dem ektodermalen Ursprung des Darmepithels bei *Stenobothrus* überzeugen können. Dasselbe gilt für *Mantis religiosa*, wo auch der Mitteldarm aus Stomo- und Proctodäum hervorgeht.

2) An mehreren Stellen dieser Abhandlung (p. 15, 39, 66, 101 u. a.) habe ich schon darauf hingewiesen, dass die Embryonalentwickelung von *Forficula* Eigentümlichkeiten aufweist, welche an die höherer Insekten erinnern. Es befindet sich dies in Kontrast zu der hergebrachten Meinung, der zufolge die Dermapteren gerade als die am tiefsten stehenden Insekten anzusehen sind (Brauer, 85, p. 273, 285, 309). Ich halte es daher für notwendig, hier darauf hinzuweisen, dass die Ontogenie von *Forficula* die letztere Ansicht nicht als berechtigt erscheinen lässt. Können wir selbstverständlich die Dermapteren auch nicht als unmittelbare Bindeglieder zwischen Orthopteren und Coleopteren betrachten, so sind doch anscheinend die Forficuliden von Stammformen herzuleiten, welche sowohl mit den *Orthoptera genuina* wie mit den *Coleoptera* im Zusammenhang standen. Man wird sie daher im System am besten zwischen die beiden genannten Gruppen einreihen.

Alle übrigen Forscher, welche sich in die oben erwähnte Schwierigkeit versetzt sahen, haben zu einem anderen Hülfsmittel ihre Zuflucht genommen. Sie nahmen an, dass das untere Blatt der Insekten (vulgo Mesoderm) nicht allein mesodermale, sondern auch „entodermale“ Bestandteile enthalte. Es wurde somit bei den Insekten eine „Entomesodermschicht“ proklamirt, wozu später zu erörternde theoretische Anschauungen freilich auch noch das ihrige beitrugen.

Bei diesen gegenwärtig etwas verwickelt erscheinenden Verhältnissen sind nun meiner Ansicht nach gewisse Entwickelungsvorgänge von *Chalicodoma* am besten geeignet, uns einen Aufschluss zu geben.

Die interessanten Beobachtungen, welche Carrière (90) an diesem Insekt machte, sind nämlich deswegen lehrreich, weil sie zeigen, dass selbst bei einer gleichzeitigen Absonderung des Mesoderms und der Mitteldarmanlagen von der oberflächlichen Schicht doch die genannten Darmanlagen mit dem eigentlichen Mesoderm nichts zu thun haben. Denn während bei *Chalicodoma* das Mesoderm ausschliesslich in der mittleren Partie des Keimstreifens ins Innere gelangt, sind die Mitteldarmanlagen räumlich davon abgetrennt und sondern sich weiter vorn und hinten von der Blastodermschicht ab. Hier kann demnach ein Ursprung des Mitteldarmes aus einem „Entomesoderm“ überhaupt nicht in Frage kommen, weil die beiden Teile gar nicht miteinander im Zusammenhang sich befinden. Der Mitteldarm entsteht vielmehr bei *Chalicodoma* aus dem zum Ektoderm werdenden Blastoderm, und zwar aus einer Partie desselben — die Darstellung von Carrière lässt hierüber keinen Zweifel aufkommen — welche später als Stomo- und Proctodäum sich ins Innere einsenkt.

Es leuchtet ohne weiteres ein, dass der Mitteldarm von *Chalicodoma* damit also auch, gerade wie bei den Orthopteren, vom stomodäalen und proctodäalen Ektoderm abgeleitet werden kann, nur hat sich bei *Chalicodoma* das letztere, wenn die Mitteldarmanlagen abgesondert werden, noch nicht in Vorder- und Enddarm selbst umgestaltet.

Es kann ferner das Verhalten von *Chalicodoma* als ein Beweis dafür angesehen werden, dass auch in denjenigen Fällen, in welchen die Mitteldarmanlagen nicht räumlich getrennt sind, sondern vorn und hinten mit dem Mesoderm noch in Zusammenhang stehen, wir gleichwohl nicht berechtigt sind, eine „Entomesodermschicht“ in dem für andere Tiere gebräuchlichen Sinne anzunehmen. Wie bei den Orthopteren müssen wir vielmehr selbst hier noch, wenigstens in gewissem Sinne, für den ektodermalen Ursprung der Mitteldarmanlagen eintreten.

Meiner Auffassung nach ist es auf diese Weise sehr wohl möglich, die verschiedenen, sich scheinbar oft vollständig widersprechenden, Angaben früherer Autoren alle miteinander in Uebereinstimmung zu bringen. Man hat eben nur einmal in Betracht zu ziehen, dass die Entstehung des Mitteldarmes nicht bei allen Insekten zu gleicher Zeit vor sich zu gehen braucht, sondern bald früher, bald später erfolgen kann.

Als Ausgangspunkt für den hier vorgeschlagenen Erklärungsversuch sind demnach die Verhältnisse bei Orthopteren anzunehmen, die ja auch sonst in vieler Beziehung, z. B. in der einfacheren Ausbildung der Cölomsäcke, der deutlichen Ausbildung abdominaler Extremitätenrudimente, sowie überhaupt in ihrer ganzen Organisation weit ursprünglichere Charaktere beibehalten haben.

Bei den Orthopteren (Blattiden, Grylliden, Acrididen, Mantiden) kann nun die ektodermale Abstammung des Mitteldarmepithels und zwar der Ursprung desselben aus dem Ektoderm des Stomo- und Proctodäums ohne jede Schwierigkeit nachgewiesen werden.

Dies ist auch bei manchen höher stehenden Formen möglich, z. B. bei den Dermapteren, Musciden und selbst bei gewissen Käfern.

Bei anderen Insekten dagegen (einigen Coleopteren, Hemipteren und Hymenopteren) ist der erwähnte Ursprung nicht mehr ohne weiteres deutlich erkennbar. Es ist dies nämlich aus dem Grunde schwierig geworden, weil die Darmanlagen hier schon viel frühzeitiger auftreten. Sie kommen bereits zum Vorschein, sobald das Mesoderm von dem Ektoderm sich absondert.

Allein selbst in diesen Fällen gehen die Mitteldarmanlagen immer nur aus denjenigen Ektodermabschnitten hervor, welche später das Stomo- und Proctodäum bilden.

Gerade auf diese Thatsache möchte ich ein ganz besonderes Gewicht legen. Bei keinem Insekt hat man je einheitliche Darmbildung aufgefunden, wie man sie doch bei der Entstehung eines echten „entodermalen Urdarms" voraussetzen müsste. Bei allen bisher untersuchten Formen treten vielmehr zwei Mitteldarmanlagen vorn und hinten zu Tage, und es ist bei einer unbefangenen Deutung der Thatsachen gar nicht möglich, die innige Beziehung zu übersehen, die zwischen Vorder- resp. Enddarm und den beiden Mitteldarmabschnitten herrscht.

Auf Grund der bisher vorliegenden Beobachtungen vertrete ich somit die Ansicht, dass der Mitteldarm der (pterygoten) Insekten in allen Fällen ektodermaler Natur ist, und weiter, dass er in allen Fällen aus dem Ektoderm vom Stomodäum und Proctodäum hervorgeht, wenngleich bisweilen schon während einer Embryonalperiode, in welcher die letztgenannten Teile noch nicht als selbständige Darmabschnitte sich entwickelt haben.

Kapitel VIII.

Die Keimblätter.

I. Ueber die Keimblätter der Insekten.

Eine der wichtigsten Aufgaben embryologischer Untersuchungen hat von jeher darin bestanden, die Entwickelungsprozesse verschiedener Tiere miteinander zu vergleichen und in den während des Entwickelungsverlaufes hervortretenden übereinstimmenden Zügen Anhaltspunkte oder gar Beweise für Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Gruppen aufzufinden. Die Möglichkeit, solche Vergleiche in umfassender Weise und erfolgreich durchführen zu können, war erst mit dem Nachweis von bestimmten Keimblättern gegeben, die den Ausgangspunkt einer jeden Entwickelung darstellen.

Es sind bekanntlich die bahnbrechenden Arbeiten von Kowalevsky (71), Ray Lankester (73), Haeckel (77) u. a. gewesen, welche zu dem Ergebnis führten, dass wir in dem äusseren und inneren Keimblatt, in dem Ektoderm und Entoderm, homologe Schichten von den Coelenteraten bis herauf zu den Wirbeltieren vor uns haben. Fast allseitig und beinahe ohne Widerspruch ist seitdem eine Homologie der Keimblätter innerhalb des gesammten Tierreiches angenommen worden. Auch jetzt wird man wohl noch zum grossen Teil die Ansicht vertreten finden, dass die beiden primären Blätter, das Ektoderm und Entoderm, auch thatsächlich bei allen Metazoen vorhanden sind und sich vollständig entsprechen, indem immer das Ektoderm die oberflächliche Hautschicht und gewisse Organe bildet, während das Entoderm die verdauende Kavität auskleidet.

Gilt doch die Homologie der Keimblätter als ein Beweis der Blutsverwandtschaft aller Tiere untereinander, denn wir werden hiermit zur Annahme einer gemeinsamen zweischichtigen Urform geführt, von der alle Metazoen abstammen.

Diese Ansichten haben bekanntlich in der Gasträatheorie Haeckel's (77) zuerst ihre scharfe Formulirung gefunden.

Es hat selbst nicht an weiteren Versuchen gefehlt, auch für die zwischen Ektoderm und Entoderm befindlichen Zellengruppen ähnliche Gesichtspunkte geltend zu machen. Jedoch darf, wenigstens nach Ansicht der meisten Forscher, eine strenge Homologie des Mesoderms innerhalb des gesammten Tierreiches nicht angenommen werden.

Wenn wir nun die Entwickelungsgeschichte der Insekten vom Standpunkte der Keimblättertheorie betrachten, so ergeben sich gewisse Schwierigkeiten. Es kann allerdings keinem Zweifel unter-

liegen, welche Zellenschicht dem Ektoderm entspricht und welche Teile dem konventionell als Mesoderm bezeichneten Gebilde gleich zu setzen sind. Um so bedenklicher sieht es dagegen mit dem inneren Blatte aus. Dieses Keimblatt soll bekanntlich durch den Vorgang der Gastrulation ins Innere des Körpers gelangen, um dort, wie bei der hypothetischen Ahnenform, die Wandungen eines Darmabschnittes zu bilden.

Bei den Insekten ist aber gerade der Nachweis eines Gastrulationsprozesses mit recht erheblichen Schwierigkeiten verknüpft, die dann auch schon zu mannigfach abweichenden Deutungen Veranlassung gegeben haben. Zwei Auffassungen sind es im wesentlichen, welche hier im Laufe der Zeit sich gegenübergetreten sind.

Nach der früheren Ansicht von P. Mayer (76), Bobretzky (78), Balfour (80), Hertwig (81), Will (88) und manchen anderen Autoren sind nämlich bei den Insekten die Dotterzellen als Repräsentanten des inneren Keimblattes oder Entoderms zu betrachten.

Sobald die Trennung in eine oberflächliche, das Blastoderm darstellende Zellenschicht und in eine innere, inmitten des Nahrungsdotters verbleibende Zellenmasse eingetreten ist, hat sich dieser Ansicht zufolge auch bereits die Scheidung in Ektoderm und Entoderm vollzogen. Man hegte seiner Zeit nicht den mindesten Zweifel, dass der Mitteldarm von den Dotterzellen gebildet würde, und weiter ist es auch thatsächlich möglich, die Bildung der Dotterzellen, wenigstens in vielen Fällen, auf eins der zahlreichen Gastrulationsschemata zu beziehen.

Wandern nämlich Blastodermzellen von verschiedenen Punkten der Oberfläche ins Innere ein, um dort zu Dotterzellen zu werden, so erhält man die von Korotneff (85) beschriebene „diffuse Gastrula“, d. h. den Vorgang einer multipolaren Entodermbildung. Sofern dagegen, wie es beispielsweise Will (88) bei den Aphiden beobachten konnte, die Blastodermzellen nur an dem einen Eipol sich loslösen, so zeigt sich damit recht deutlich der Typus der polaren Einwanderung veranschaulicht, wie er sich beispielsweise bei den Eiern zahlreicher Cnidarier findet.

Gewisse Schwierigkeiten stellen sich erst dann der Deutung in den Weg, wenn, wie es freilich in der Regel bei den Insekten der Fall ist, gar nicht mehr alle Furchungsprodukte zur Peripherie wandern, sondern ein Teil von ihnen von vornherein innerhalb des Dotters zurückbleibt.

Immerhin konnte auch hier noch ein Ausweg gefunden werden, indem man berechtigt schien, für die Insekteneier sekundäre und stark modifizirte Entwickelungsverhältnisse anzunehmen und somit die Dotterzellen gleichwohl als Entoderm zu deuten. Trotz der Grösse und des anerkannten Dotterreichtums dieser Eier wurde aber nebenbei die Hoffnung nicht aufgegeben, schliesslich auch einmal bei ihnen die gewissermassen als Ideal vorschwebende Invaginationsgastrula verwirklicht zu sehen.

Eine Invagination bot sich nun in der That in der bei sehr zahlreichen Insekteneiern zu beobachtenden längsverlaufenden Einstülpung dar. Letztere ist es, welche zuerst von Haeckel (77) mit der Gastrulaeinstülpung niederer Tiere verglichen wurde.

Es scheint dieser Vergleich etwas Verführerisches gehabt zu haben, denn ohne Zögern sind der Anschauungsweise von Haeckel beinahe sämmtliche Embryologen beigetreten, die seitdem mit der Entwickelungsgeschichte der Insekten sich beschäftigt haben.

Anfänglich hielt man hierbei immer noch an der früheren Deutung der Dotterzellen als Entoderm fest. Das Bedenkliche hierbei, dass nämlich sodann die eigentliche Gastrulaeinstülpung nur Mesoderm liefert, während das Entoderm unabhängig entsteht, ist von den Gebrüdern Hertwig (81) bereits treffend hervorgehoben worden. Es hat dies aber gleichwohl nicht verhindert, dass für die Insekten nunmehr statt des einfachen ein doppelter Gastrulationsprozess angenommen wurde, welcher in verschiedener Weise hintereinander sich abspielen solle und dann auch richtig als Gastrula No. 1 und No. 2 beschrieben worden ist (Will, 88).

Gerechtfertigt konnte es allerdings wohl kaum erscheinen, dass die Insekten sich den Luxus einer doppelten Gastrulation gestatten, während alle anderen Tiere mit der einmaligen Rekapitulation der als Stammform geltenden Gasträa sich begnügen müssen.

Ein Ausweg aus dieser in theoretischer Beziehung etwas schwierigen Situation, in die man hiermit geraten, ergab sich erst infolge der Arbeiten von Grassi (84), Kowalevsky (86) und Heider (89), mit denen dann zugleich eine ganz neue Epoche für die gesammte Insektenembryologie beginnt.

Das Verdienst, welches sich diese drei Forscher erworben haben, ist ein doppeltes. Zunächst wurde von ihnen zum ersten Mal in überzeugendster Weise der Nachweis geführt, dass die Dotterzellen es nicht sind, die zum späteren Mitteldarm werden. Damit musste dann augenscheinlich die bisherige Ansicht, nach welcher die Dotterzellen das Entoderm repräsentiren, auch vollständig fallen gelassen werden. Denn wenn der Darmkanal der Insekten, den man doch folgerichtig dem Gastralraum niederer Tierformen für homolog erachten musste, nicht aus den Dotterzellen hervorgeht, so durfte auch die Absonderung der Dotterzellen nicht mehr als Gastrulation betrachtet werden.

Ein zweites Verdienst, das den genannten Forschern zuzuschreiben ist, beruht darin, dass sie den bipolaren Ursprung des Mitteldarmes unwiderleglich festgestellt haben. Der Mitteldarm geht ihnen zufolge aus einer vorderen und hinteren Entodermanlage hervor, die zu einer bestimmten Zeit von dem unteren Blatte sich ablöst. Letzteres würde demnach als Entomesoderm anzusprechen sein.

Der Nachweis einer Entomesodermschicht bei den Insekten schien natürlich auf das beste mit der vorhin angedeuteten Hypothese übereinzustimmen, nach welcher die längsverlaufende Einstülpung bei den Insekten das Stadium der Invaginationsgastrula kennzeichnet. Auch bei vielen anderen Tieren besteht ja bekanntlich die im Gastrulastadium eingestülpte Zellenschicht aus Entoderm + Mesoderm.

Man hat hier zum Vergleich besonders auf *Sagitta* aufmerksam gemacht. Bei dieser Form gliedert sich der eingestülpte Urdarm sogar in einer sehr anschaulichen Weise in einen entodermalen mittleren, zum Darmsack werdenden Abschnitt und in zwei laterale Teile, aus denen die mesodermalen Cölomdivertikel hervorgehen.

Versuchte man an der eingestülpten Entomesodermschicht der Insekten ähnliche Abschnitte wie am Urdarm von *Sagitta* wiederzuerkennen, so stand einer derartigen Deutung hauptsächlich der eine Umstand ungünstig gegenüber, dass das Entoderm der Insekten sich nicht wie in der Regel bei den Tieren in der ganzen mittleren Partie der Gastrulaeinstülpung erkennen lässt, sondern dass es nur auf die äussersten, vorn und hinten befindlichen Enden derselben beschränkt ist. Umgekehrt muss bei den Insekten vielmehr dem Mesoderm bei weitem der Hauptanteil an der invaginirten Zellenmasse zuerkannt werden (Bütschli 88).

Um aber gleichwohl die Gastrulahypothese aufrecht erhalten zu können, nahm man zu einer zweiten Hülfshypothese Zuflucht. Es solle nämlich bei den Insekten gerade der mittlere, dem entodermalen Darmdivertikel der *Sagitta* entsprechende, Sack so ausgezogen sein, „dass er in der Mitte ganz verschwindet und nur an seinem vorderen und hinteren Ende bestehen bleibt".

Der Entodermsack, so erklärte man, füllte ursprünglich die gesammte mediane Partie der Gastrulaeinstülpung vollständig aus. Erst nachträglich und infolge einer Längsstreckung der letzteren wurde er in einen vorderen und in einen hinteren Abschnitt zerteilt, so dass zwischen den beiden Entodermabschnitten die ursprünglich lateral gelegenen Mesodermstreifen sich in der Medianlinie vereinigen konnten.

Diese gewiss geniale, aber sicherlich ebenso kühne Theorie ist von Kowalevsky (86) aufgestellt worden. Sie ist es, welche schnell zu einer gewissen Berühmtheit gelangte und mit überraschendem Erfolge bis in die Gegenwart hinein eine widerspruchslose, allgemeine Verbreitung gefunden hat. Es muss dies wohl besonders dem Umstande beigemessen werden, dass Forscher wie Heider (89), Wheeler (89, 93), im Prinzip auch schon Bütschli (88) und viele andere zu der gleichen Auffassung sich bekannt haben.

In der That ist es ja nicht zu verhehlen, dass bei den Insekten die Invagination des unteren Blattes in vielen Fällen auf den ersten Blick eine geradezu auffallende Aehnlichkeit mit der Urdarmbildung anderer Tiere besitzt. So z. B. bei *Hydrophilus*, bei *Musca* und *Pyrrhocoris*, bei welchen Insekten sich in der Medianlinie ein Rohr mit weitem Hohlraum in das Innere einsenkt.

Gewisse weitere Entwickelungsprozesse schienen anfangs auch vollständig die versuchte Homologisirung dieses Rohres mit einem Urdarm rechtfertigen zu wollen. Es konnte z. B. Bütschli bei *Musca* (88) beobachten, dass sich das Hinterende des sich einstülpenden Rohres in drei Divertikel gliedert, von denen die beiden seitlichen zum Mesoderm werden, während das mittlere, wie er allerdings nur vermutete, aus Entoderm bestände. Damit würden dann hier thatsächlich ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Sagitta* obwalten.

Allein weitere Untersuchungen haben diese Vermutung nicht bestätigt. Aus den Arbeiten von GRABER (89) geht hervor, dass das mittlere Divertikel in Wirklichkeit der ektodermale Enddarm ist, der bei den Musciden sich schon sehr frühzeitig anlegt. Von HEIDER (89) wurde andererseits geltend gemacht, dass der fragliche Abschnitt nur ein Teil der Amnionhöhle sei.

Jedenfalls steht wohl so viel fest, dass am Hinterende des eingestülpten unteren Blattes von *Musca* eine echte Dreiteilung nicht Platz greift.

Aehnlich wie BÜTSCHLI bei *Musca* für die hintere, so hat HEIDER (89) bei *Hydrophilus* für die vordere Entodermanlage eine Art von Divertikelbildung wahrscheinlich zu machen versucht. Man wird jedoch einwenden müssen, dass die Verhältnisse gerade bei dem letzteren Insekt doch zu wenig überzeugend liegen und auch keineswegs schon genug aufgeklärt sind, um einen so wichtigen Vergleich mit niederen Tierformen zu ermöglichen. Thatsächlich ist auch der Beweis, dass bei *Hydrophilus* Cölomsäcke als Ausstülpungen eines mit einem Urdarm zu vergleichenden Abschnittes angelegt werden, noch nirgends geführt worden.

Die von WHEELER (89) für *Doryphora* gegebenen und völlig schematischen Diagramme sind ebensowenig geeignet, zur Unterstützung einer derartigen Anschauungsweise herangezogen zu werden.

Einstweilen sind noch alle Versuche, das Mesoderm der Insekten wie bei *Sagitta* oder den Brachiopoden von divertikelartigen Ausstülpungen eines Urdarms herzuleiten, als vollkommen gescheitert zu betrachten.

Hiermit braucht natürlich die von KOWALEVSKY für die Insekten aufgestellte Gastrulatheorie nicht wesentlich beeinflusst zu werden, sondern es könnte letztere trotzdem noch recht gut als solche bestehen bleiben.

Wenn ich mich hier nun gegen diese Theorie wende, obwohl dieselbe gegenwärtig einer vollständigen, uneingeschränkten Annahme sich erfreut, so geschieht dies nach einem eingehenden Studium der Entwickelung verschiedener Insekten, welches mich zu einer entgegengesetzten Anschauungsweise, ich möchte sagen, geradezu gezwungen hat.

Es sind im wesentlichen zwei Einwände, die ich gegen die bisherige Gastrulahypothese geltend zu machen habe. Erstens vollzieht sich die Bildung des unteren Blattes bei den Insekten in einer Weise, welche sehr erheblich von dem bekannten Invaginationsprozess einer typischen Gastrulalarve abweicht und in vielen Fällen gar nicht mit letzterem zu vergleichen ist. Zweitens ist es auch aus anderen Gründen nicht möglich, das untere Blatt der Insekten mit dem beim Gastrulationsprozess anderer Tiere entstandenen „primären Entoderm“ zu homologisiren, indem der spätere Entwickelungsverlauf in den beiden Fällen zu total verschiedenen Ergebnissen führt.

Gehen wir zunächst auf den ersten Punkt ein. Es ist hier vor allem zu bemerken, dass ein in der Medianlinie sich einstülpendes Rohr, welches bekanntlich zum Vergleich mit einer Invaginationsgastrula gerade die eigentliche Veranlassung gegeben hat, bei den Insekten nur in den seltensten Fällen sich nachweisen lässt. Der hierbei in dem unteren Blatte zur Beobachtung gelangende Spaltraum, die angebliche Urdarmhöhle, verschwindet immer nach kurzer Zeit wieder völlig, und der Nachweis, dass wir in den Ursegmenthöhlen noch einen Ueberrest davon zu erblicken hätten, ist noch in keinem Falle geglückt.

Selbst unter der Voraussetzung, dass das Mitteldarmepithel der Insekten aus dem unteren Blatt hervorgehe, kann man ferner noch keineswegs behaupten, dass das erstere durch einen Einstülpungsprozess wie bei der zum Vergleich stets so beliebten *Sagitta* ins Innere gelangt. Gerade an dem vordersten und hintersten Abschnitt des sich einstülpenden Rohres, wo das Mitteldarmepithel der Insekten bekanntlich aufzutreten pflegt, findet nämlich keine wirkliche Einstülpung mehr statt, sondern geht nur noch eine Einwanderung von Zellen vor sich. Dieses abweichende Verhalten an den beiden Endabschnitten ist selbst von GRASSI (84) und HEIDER (89) ausdrücklich konstatirt worden.

Letzteres, bisher unerklärt gebliebene Verhalten wird verständlich, wenn man sich erinnert, dass an den beiden Endabschnitten der oben auseinandergesetzte Wucherungsprozess des stomodäalen und proctodäalen Epithels sich vollzieht. Das eigentliche Mitteldarmepithel, das aus diesen Wucherungen hervorgeht, wird also kaum je durch eine gastrulaartige Einstülpung angelegt werden können.

Bei der weitaus grössten Zahl der Insekten hat das untere Blatt jedoch niemals die Gestalt eines Rohres, und es kann daher dann auch in keiner Weise von irgend einer eventuellen Urdarmhöhle mehr die Rede sein.

Hier ist es vielmehr eine völlig solide Zellenmasse, die als solche entweder durch Ueberwachsung ins Innere gedrängt wird oder durch mediane Einwanderung unter das Ektoderm gelangt. Die bei diesem Vorgange in der Mittellinie entstehende Vertiefung ist es, auf die man in einem solchen Falle nunmehr ein ganz besonderes Gewicht gelegt hat. Sie wurde als ein in phylogenetischer Beziehung höchst wichtiges Gebilde aufgefasst, welches die Primitivrinne oder den Blastoporus der Insekten darstellen solle, während man im übrigen wieder von einer starken Modification des gesammten Gastrulationsprozesses sprach.

Dass eine derartige Deutung aber nicht zulässig ist, zeigt wohl am besten der Umstand, dass die Primitivrinne bei manchen Insekten auch gänzlich fehlen kann. Dies pflegt dann der Fall zu sein, wenn von verschiedenen Stellen der Oberfläche aus sich einzelne isolirte Zellen loslösen, um die innere Zellenschicht zu bilden.

Ein solches Verhalten beobachtete bereits KOROTNEFF (85) bei *Gryllotalpa*. Man hat aber eine derartige Bildungsweise des unteren Blattes als unvereinbar mit dem angenommenen Gastrulationsschema nicht für glaubwürdig gehalten und demgemäss auch gar nicht weiter berücksichtigt [1]).

In der vorliegenden Arbeit konnte ich jedoch zeigen, dass einmal die KOROTNEFF'schen Angaben in dieser Hinsicht zuverlässige sind, und dass sich weiter nicht nur bei *Gryllotalpa*, sondern auch bei *Phyllodromia* der gleiche Modus der Einwanderung vorfindet, indem auch hier eine mediane Rinne nicht zur Ausbildung gelangt.

Gerade in die entgegengesetzte Schwierigkeit sehen sich wiederum die Anhänger der jetzigen Anschauungsweise versetzt, wenn statt der einen „Primitivrinne" ihrer drei mit einander parallele vorhanden sind. Es hat GRABER (89) ein solches Verhalten in glaubwürdiger Weise für *Calliphora* beschrieben, und es scheint dasselbe, möglicherweise aber nicht immer gleich deutlich ausgeprägt, auch bei vielen anderen Musciden vorzukommen. Ich selbst habe oben auf eine ähnliche Erscheinung bei *Periplaneta* aufmerksam gemacht.

GRABER hat die Bildung von Invaginationen in den Seitenteilen des Keimstreifens als „laterale Gastrulation" bezeichnet und glaubt, dass diese Einstülpungen als „auf die locale Verstärkung des Unterblattes sich beziehende Neubildungen" aufzufassen seien.

Den Ausdruck Gastrulation halte ich in diesem Falle für äusserst unglücklich gewählt, weil wir bisher doch noch keine Gastrulalarve mit drei Urdärmen kennen gelernt haben. Jedenfalls dürfte aber GRABER darin Recht haben, dass die lateralen Einstülpungen völlig der medianen entsprechen, indem sie ja wie diese an der Bildung des unteren Blattes (Mesoderms) teilnehmen.

Schliesslich will ich noch bemerken, dass bei manchen Coleopteren und Orthopteren die angebliche Gastrularinne am Hinterende eine verdächtige Gabelung aufweist (WHEELER, 89, GRABER, 89), welche an dem Blastoporus anderer Tiere bislang unbekannt geblieben ist, und für die man infolgedessen auch noch gar keine Erklärung beizubringen im Stande war.

Es ergiebt sich somit, dass die Bildung des unteren Blattes (Mesoderms) bei den Insekten durchaus nicht nach dem gewünschten Schema einer Invaginationsgastrula sich vollzieht, sondern dass ganz im Gegenteil sehr häufig hierbei Erscheinungen sich geltend machen, welche einfach völlig unvereinbar mit den Anschauungen von einem Gastrulationsprozess sind. Hierhin rechne ich vor allem das gänzliche Fehlen oder das gleichzeitige Vorhandensein von mehreren sogenannten Primitivrinnen und ferner die in den allermeisten Fällen konstatirte Abwesenheit irgend eines mit der Urdarmhöhle zu vergleichenden Hohlraumes.

Die Bildung des Mesoderms ist aber dann ohne Schwierigkeit verständlich zu machen, sobald man einmal von allen phylogenetischen Speculationen absieht und auch auf die mechanischen Bedingungen etwas Rücksicht nimmt, unter welchen die Entwickelungsprozesse sich vollziehen müssen.

Sollen im Laufe einer beliebigen Entwickelung von einer oberflächlichen Zellenlage aus tiefere Zellenschichten angelegt werden, so kann die Bildung derselben in verschiedenartiger Weise vor sich gehen.

Es können einmal Urzellen oder Teloblasten in der oberen Lage auftreten, von denen nach innen zu sich in reihenweiser Anordnung kleinere Zellen abtrennen.

1) Nur PATTEN (90), der sich schon mit vollem Recht gegen die Insektengastrula ausgesprochen, hat hierauf Nachdruck gelegt. Er sagt p. 368: „That the median furrow of Insects is merely an ontogenetic adaptation is sufficiently evident from the fact, that it may be present or absent in closely related forms".

Es können ferner einzelne Zellen von der oberflächlichen Schicht sich ablösen, um ins Innere einzuwandern.

Es kann drittens ein ganzer Zellenkomplex durch Einstülpung oder durch Ueberwallung von den Rändern her ins Innere gedrängt werden. Selbstverständlich sind dies nicht drei heterogene Prozesse, die sich etwa gegenseitig ausschliessen, sondern sie sind durch mannigfache Uebergänge eng miteinander verbunden.

Der erste Typus ist zwar bei der Mesodermbildung anderer Tiere, aber noch nicht bei der der Insekten beobachtet worden (bei letzteren findet er sich aber in sehr charakteristischer Weise während der Anlage des Bauchmarkes veranschaulicht, wo die Ganglienzellen ausschliesslich von den als Urzellen aufzufassenden Neuroblasten gebildet werden).

Das Einwandern einzelner isolirter Zellen, aus denen dann schliesslich im Innern eine zusammenhängende Zellenschicht entstehen kann, ist vielleicht als der einfachste Bildungsmodus anzusehen. Es zeigt sich derselbe insbesondere bei der Mesodermbildung von Insektenkeimstreifen, welche einen relativ grossen Teil der Eioberfläche bedecken, z. B. bei *Gryllotalpa* und auch bei *Phyllodromia*. Die gleiche Entstehungsweise des Mesoderms kommt aber, wenigstens teilweise, auch noch bei anderen Orthopteren vor und findet beispielsweise in den lateralen Teilen des *Gryllus*-Keimstreifens statt. Eine Abschnürung der Mesodermzellen an beliebigen Stellen der Oberfläche wurde ferner von Tichomiroff (79) für *Bombyx mori* beschrieben.

Wird die Dottermasse bei den Insekteneiern umfangreicher und der Keimstreifen im Verhältnis hierzu kürzer, so wandern die Mesodermzellen hauptsächlich nur noch in der Mittellinie ein. Indem sie nun alle gleichzeitig an dieser Stelle ins Innere dringen, prägt sich dort ganz naturgemäss eine Vertiefung, eine mediane Rinne aus (*Gryllus*).

Bleiben die in der Medianlinie einwandernden Zellen zunächst noch im Zusammenhang untereinander, so muss es dann weiter daselbst zu einer Einstülpung resp. zur Einkrümmung eines medianen Rohres (*Hydrophilus*) kommen, womit dann der dritte Bildungstypus repräsentirt sein würde.

Ganz dieselben Vorgänge sind aber nicht allein bei der Mesodermbildung, sondern auch bei der Entwickelung ganz verschiedenartiger Organe zu beobachten.

Als Beispiele erwähne ich nur kurz die oben beschriebene Anlage der Muskulatur von seiten der Cölomsäckchen. Dieselbe geht bekanntlich aus einzelnen isolirt ausgewanderten Zellen oder aus röhren- oder säckchenförmig ausgestülpten Gebilden hervor. Die Bildung der Oenocyten kann entweder durch Einwanderung oder durch Einstülpung vor sich gehen. Die Oeffnungen der letzteren sind die von Graber (91, 91 a) beschriebenen „metastigmatischen Einstülpungen“. Die gleichen Verhältnisse treffen wir wieder bei der Anlage der Geschlechtszellen, bei welchem Vorgang sich bisweilen eine „Geschlechtsgrube“ ausprägen kann. Aehnliche Beispiele liessen sich allein aus der Insektenembryologie noch in grosser Zahl anführen.

Auch bei anderen Tiergruppen treten ganz übereinstimmende Erscheinungen zu Tage. Man hat hieraus, wie dies auch schon mehrfach geschehen, den Schluss zu ziehen, dass es lediglich eine massenweise, lokalisirte Einwanderung ist, die zu Einstülpungen führt.

In diesem Sinne ist nicht nur die mediane Einstülpung vieler Insektenkeimstreifen, sondern auch die von Graber beschriebene laterale Gastrulation der Musciden aufzufassen.

Invagination und Immigration sind im Prinzip ganz die gleichen Vorgänge, welche bei der Entwickelung der Organismen überall weit verbreitet sind. Es liegt aber gar keine Veranlassung vor, den Invaginationen oder Rinnenbildungen als solchen einen besonderen phylogenetischen Wert beizumessen, wie dies noch immer sehr vielfach geschieht und wie man dies besonders bei der Mesodermbildung der Insekten bisher zu thun pflegte.

Wenn man jetzt von dem eigentlichen Bildungsmodus absieht und die Zellenmasse selbst betrachtet, die bei den Insektenkeimstreifen einwandert oder eingestülpt wird, so hat sich aus den in dieser Arbeit niedergelegten Untersuchungen, aber auch schon aus denen mancher früherer Forscher ergeben, dass diese Zellenmasse nicht als Entomesoderm betrachtet werden darf. Es gehen aus ihr nur Gebilde hervor, welche

man herkömmlich als mesodermale bezeichnet, wie Muskulatur, Fettkörper, Blut etc., es erscheint daher für dieselbe auch nur der Ausdruck Mesoderm gerechtfertigt.

Das Mitteldarmepithel hat bei den Insekten jedenfalls nichts mit der Mesodermschicht zu thun, sondern ist ektodermaler Natur, wie sich bei Orthopteren noch unmittelbar nachweisen lässt. In dem vorigen Kapitel habe ich aber auch für alle übrigen Insekten die ektodermale Abstammung des Mitteldarmes zu beweisen versucht. Die so eigenartige bipolare Entstehungsweise des letzteren deutet hierauf schon hin, denn sie ist überhaupt nur unter der Voraussetzung verständlich, dass die Epithelschicht des Mitteldarme aus dem (ektodermalen) Vorder- und Enddarm hervorgegangen ist [1]).

Die bipolare Anlage des Mitteldarmes und sein Ursprung aus dem stomodäalen und proctodäalen Ektodermepithel ist jedenfalls ein Verhalten, welches mit keiner Gastrulatheorie mehr in Einklang zu bringen ist [2]).

Der Mitteldarm der Insekten kann daher nicht mehr als „Entoderm“ in Anspruch genommen werden.

Wenn somit eine Homologisirung zwischen dem Insektendarm und dem bei der Gastrulation anderer Tiere entstandenen Entoderm, vom Standpunkte der Keimblätterlehre betrachtet, nicht zulässig erscheint, so wird es sich fragen, ob denn überhaupt während der Entwickelung der Insekten ein Bestandteil aufzufinden ist, welcher mit dem Entoderm verglichen werden kann.

Es liegt nahe, hier an die Dotterzellen zu denken.

Wie bereits gesagt, man hatte dieselben in früherer Zeit schon längst als Entodermzellen betrachtet, diese Ansicht aber aufgegeben, nachdem sich gezeigt, dass sie an der Darmbildung keinen Anteil nehmen. Seitdem ist man im Unklaren gewesen, wie man eigentlich nun die Dotterzellen zu deuten habe.

Heider (89) hält die Zurechnung der Dotterzellen zu dem Entoderm nicht für unzulässig, macht aber auch auf die Möglichkeit der mesodermalen Natur dieser Zellen aufmerksam und hebt schliesslich hervor, dass man vorläufig über vage Vermutungen nach dieser Richtung nicht hinauskommen könne.

Nach Graber (89) gehören die Dotterzellen überhaupt keinem Keimblatte an. Er ist vielmehr der Ansicht, „dass diese gegenwärtig, wie es scheint, von der Darm- und Gewebsbildung ausgeschlossene Zellenlage auch früher niemals eine dem echten Entoderm anderer Tiere entsprechende Rolle innegehabt habe, sondern vielmehr dem letzteren gegenüber ein neues, wahrscheinlich mit der stärkeren Entwickelung des Dotters im Zusammenhang stehendes Differenzirungsprodukt ist“.

In entsprechender Weise hat sich Cholodkowsky (91) geäussert, welcher sogar in den Dotterzellen ein dem sog. Parablast bei Wirbeltieren entsprechendes Gebilde erblickt [3]).

Nach den Auffassungen von Tichomiroff (79, 82) und Tichomirowa (90, 92) nehmen die Dotterzellen am Aufbau des Körpers einen wesentlichen Anteil. Nach diesen Autoren hätte man sie sogar als die eigentlichen Ursprungsquellen für das innere und mittlere Keimblatt zu betrachten.

Aehnlich wie Heider hat dann Wheeler (93) die Frage nach der morphologischen Bedeutung der Dotterzellen vorläufig noch nicht für spruchreif erklärt.

In der That ist es nicht möglich, aus den zur Zeit vorliegenden Beobachtungen ein abschliessendes Urteil zu gewinnen. Hier werden erst weitere Untersuchungen bei nahe verwandten Tiergruppen, vielleicht bei Apterygoten und Myriopoden Aufschluss geben können.

Nach den über die Entwickelung der letzteren bis jetzt vorliegenden spärlichen Mitteilungen hat sich ergeben, dass die Dotterzellen thatsächlich zum definitiven Mitteldarmepithel werden, und dass dann also nichts im Wege steht, diese Zellen nun auch als „Entoderm“ aufzufassen. Es stimmen wenigstens in

---

1) Die bisherige Kowalevsky'sche Theorie bietet hierfür jedenfalls keine zwingende Erklärung dar, denn man kann gar nicht einsehen, wenn das Entoderm bei einer langgestreckten Invaginationsgastrula auch thatsächlich entzwei gerissen sein sollte, warum dann nicht dem Mesoderm das gleiche Missgeschick widerfahren ist, und es also ebenfalls nicht einen bipolaren Ursprung aufweist.

2) Vielleicht könnte man zur Rettung der Theorie noch einen letzten Versuch machen und dem Stomo- wie Proctodäum der Insekten eine ekto-entodermale Beschaffenheit zuschreiben wollen. Ich brauche aber hierauf wohl nicht mehr einzugehen, denn das Willkürliche einer solchen Behauptung liegt ja ohne weiteres auf der Hand.

3) Ausser Cholodkowsky hat meines Wissens nur noch Lowne (90) die Dotterzellen der Insekten als Parablast betrachtet. In dem vom letzteren Autor verfassten Buche finden sich überhaupt sehr eigenartige Ansichten über die Embryonalentwickelung von *Calliphora* vertreten, die ich indessen am besten gänzlich übergehen zu dürfen glaubte.

dieser Beziehung die Angaben von HEATHCOTE (86) über *Iulus* und SOGRAFF (82) über *Geophilus* vollkommen überein.

Letzteres könnte die Vermutung nahe legen, dass auch bei den Insekten die Dotterzellen ursprünglich noch den Mitteldarm gebildet haben. Man würde sich vorzustellen haben, dass die assimilirende Thätigkeit der Dotterzellen sodann im Laufe der Zeit nur mehr auf die larvale resp. embryonale Entwickelungsperiode sich beschränkt habe, und dass damit nach und nach eine allmähliche Verdrängung des ursprünglichen Darmepithels durch vom Vorder- und Enddarm auswachsende Epithelplatten vor sich gegangen sei.

Zur Stütze einer solchen Ansicht könnte dann weiter auf die Darmbildung der Grillen aufmerksam gemacht werden. Bei ihnen ist das definitive Darmepithel auffallend lange auf ein vorderes und ein hinteres Epithelpolster beschränkt, während die Dotterzellen zur Zeit des Ausschlüpfens sich in epithelialer Anordnung der Darmwand resp. ihrer Muscularis anlegen.

Es fehlt gegenwärtig noch ein Beweismittel, dass wir in dem Insektendotter resp. in dessen zelligen Elementen auch wirklich die Ueberreste eines ehemaligen Darmes zu erblicken haben. Ich muss mich daher hier damit begnügen, auf eine solche Eventualität einmal hingewiesen zu haben.

Sollten sich aber durch spätere Untersuchungen Anhaltspunkte für diese Theorie auffinden lassen, dann würde allerdings die Keimblätterlehre auch auf die Insekten noch einmal eine Anwendung finden können. Wir hätten dann wenigstens wieder alle Keimblätter vor uns: Ektoderm, Mesoderm und Entoderm [1]). Letzteres würde allerdings nur noch eine sehr bescheidene Rolle während der Embryonalzeit zu spielen haben, während ersteres in sehr ungewöhnlicher, man kann sagen, in etwas verfassungswidriger Weise auch den ganzen Darmtraktus aus sich entstehen lässt.

II. Ueber die Keimblättertheorie.

Eine ausführliche Besprechung oder erschöpfende Beurteilung der Keimblättertheorie kann nicht Aufgabe der vorliegenden Abhandlung sein, deren Ziel lediglich die Feststellung der embryonalen Entwickelungsprozesse einiger Insekten gewesen ist.

Die an diesen Tieren gewonnenen Resultate sind indessen in mancher Beziehung so überraschende und unerwartete gewesen, dass einige wenige allgemein theoretische Betrachtungen zum Schluss doch vielleicht am Platze sind.

Die obigen Ergebnisse stehen in diametralem Gegensatz zu den Anschauungen, welche bisher über die Keimblätterbildung der Insekten gültig gewesen waren.

Es hat sich gezeigt, dass bei den letzteren der einzige, mit dem Entoderm anderer Arthropoden allenfalls zu vergleichende Bestandteil in den Dotterzellen erblickt werden kann, welche frühzeitig schon zu Grunde gehen. Die Insekten entwickeln sich somit nur aus e i n e m Keimblatt, aus dem Ektoderm, und den von letzterem herzuleitenden mesodermalen Schichten. Hierdurch treten die Insekten augenscheinlich in schroffen Gegensatz zu allen anderen Metazoen, deren Körper sich aus zwei embryonalen Keimblättern, dem Ektoderm und Entoderm, aufbaut.

Gewiss werden manche Forscher in dieser Erscheinung eine sehr bedeutende Schwierigkeit erblicken wollen. Man wird sich fragen, wie es möglich ist, dass die Embryonalentwickelung der Insekten so weit von dem allgemeinen Schema abweicht, das man von den Keimblättern der Tiere sich entworfen hat.

Derartige Erörterungen werden um deswillen nicht ausbleiben, weil trotz aller Einwände und Bedenken, trotz aller oft leidenschaftlichen Angriffe die Lehre von der Homologie der primären Keimblätter sich immer noch einer grossen Zahl von Verehrern und Anhängern erfreut. Ein Blick auf die zur Zeit gebräuchlichen Lehr- und Handbücher der Anatomie oder Embryologie der Tiere wird dies zur Genüge beweisen.

1) Da nach KOULAGUINE (92) gewisse Hymenopteren keine Dotterzellen besitzen, so würden wir hiermit Tiere vor Augen haben, welche niemals im Besitze eines inneren Keimblattes oder selbst von Rudimenten eines solchen sind.

Die Theorie von der Homologie der Keimblätter besitzt allerdings viel Verführerisches. Für die gewonnene Erkenntnis der Descendenz der Tiere musste es seiner Zeit geradezu ein Postulat sein, eine möglichst weitgehende Verwandtschaft derselben nachweisen zu können. Da nun ein Vergleich der verschiedenen Metazoen im ausgebildeten und entwickelten Zustande wegen der Verschiedenartigkeit ihrer Organisation nicht durchführbar ist, so war es gewiss sehr willkommen, als man in den beiden primären Keimblättern Organanlagen fand, die in einem bestimmten Entwickelungsstadium sämmtlichen Metazoen eigen sind und daher wohl homologisirt werden konnten.

Die angenommene Homologie der beiden Keimblätter stützt sich nun auf zwei verschiedene Voraussetzungen. Es sollten die betreffenden Blätter als die ersten embryonalen Zellenschichten bei allen Tieren in gleicher Weise vermittelst eines als Gastrulation bezeichneten Vorganges von einander gesondert werden, und weiter sollte stets das äussere Keimblatt zur äusseren Haut mit ihren Derivaten werden, während das innere Blatt den Darmkanal mit etwaigen Anhangsorganen liefert.

Es zeigt sich also einmal eine Uebereinstimmung der Keimblätter in morphologischer Hinsicht, indem die ersten embryonalen Zellenschichten der Tiere in entsprechender Weise entstehen und daher auch entsprechend im sich entwickelnden Ei gelagert sind, und ferner ist noch ein physiologischer Vergleich der Keimblätter möglich, der auf der Gleichartigkeit ihrer späteren Funktionen beruht.

Gerade der Umstand, dass die Keimblätter verschiedener Metazoen anscheinend so innig miteinander verquickt übereinstimmende morphologische und physiologische Eigentümlichkeiten zeigten, war wohl der Hauptgrund gewesen, weswegen man sie als homolog erklärte und auch jetzt noch für homolog hält, sofern man sich nicht von den inzwischen erbrachten Gegenbeweisen überzeugen mag.

Gehen wir zunächst auf die morphologischen Vergleichsmomente ein. Die Keimblätter sollen einander homolog sein, weil sie stets durch einen übereinstimmenden Gastrulationsakt voneinander geschieden werden und demgemäss eine gleichartige Lage besitzen.

Ich würde es kaum für notwendig halten, an dieser Stelle die Bedeutung der Gastrulationsprozesse einer Kritik zu unterziehen — was bekanntlich auch schon von berufenerer Seite geschehen ist —, wenn nicht gerade in so zahlreichen embryologischen Abhandlungen den beim Beginn der Entwickelung sich zeigenden Faltungs- und Einstülpungsprozessen ein unberechtigter Wert beigelegt würde. Ich brauche nur an die Rolle zu erinnern, die noch heutzutage der „Blastoporus" spielt. Man findet ihn stets mit ganz besonderer Liebe und Sorgfalt beschrieben, und seine Gestaltung und Lage werden als ein wichtiges Merkmal angesehen, das oft geradezu von ausschlaggebender Bedeutung gewesen ist, wenn man die Verwandtschaftsbeziehungen bestimmter Gruppen beurteilen wollte.

Gerade gegen die Berechtigung einer derartigen Anschauungsweise möchte ich mich in erster Linie wenden.

Oben (p. 124) habe ich darauf hingewiesen, dass die Bildung tieferer Zellenlagen von einer oberflächlichen Zellenschicht im wesentlichen immer auf zweierlei Weise geschehen muss. Sie wird entweder durch Immigration einzelner isolirter Zellen vor sich gehen oder durch Invagination einer von der oberflächlichen Lage sich einsenkenden, noch zusammenhängenden Zellenschicht erfolgen. Es wird das Eintreten der einen oder der anderen Entwickelungsweise von physikalischen Bedingungen abhängen, von der Grösse und Gestalt der Zellen, von dem Druck, den diese gegenseitig aufeinander ausüben u. s. w.

Natürlich ist hierbei zu berücksichtigen, dass zwischen Einstülpung und Einwanderung, wie dies übrigens auch schon von anderer Seite hervorgehoben wurde, ein durchgreifender Unterschied nicht gezogen werden kann.

Derartige Invaginations- oder Immigrationsvorgänge sind es nun, die man, sobald sie beim Beginne der Entwickelung auftreten, als „Gastrulastadien" beschrieben findet, und denen man damit eine tiefere Bedeutung beilegen will.

Dass diese Stadien bei allen Tieren eine gewisse äussere Aehnlichkeit zeigen, ist nicht zu leugnen, aber auch leicht zu verstehen, wenn man sich vor Augen hält, dass ein sich entwickelnder Organismus anfangs fast stets die Gestalt einer einfachen kugeligen oder flächenartig ausgebreiteten Zellenlage annimmt. Sobald nun bei einer derartigen einschichtigen Embryonalanlage auch in die tieferen resp. inneren Bezirke,

wie es bei weiterer Entwickelung doch schliesslich einmal der Fall sein muss, Zellen eintreten, so bleibt gar keine andere Möglichkeit offen, als dass es zu einer Einstülpung oder Einwanderung der betreffenden Zellen kommt.

Es dürfen aber die hierselbst Platz greifenden Invaginations- und Immigrationsvorgänge in ihrer Bedeutung keineswegs unterschätzt werden.

Die Veranlassung zu den oft in so überraschender Weise übereinstimmenden Entwickelungsvorgängen ist eben lediglich in den gleichen mechanischen Ursachen zu suchen, wir sind aber nicht berechtigt, in ihnen Dokumente einer phylogenetischen Verwandtschaft zu erblicken.

Als ein warnendes Beispiel in dieser Beziehung mache ich auf die von mir besonders berücksichtigte Mesodermbildung der Insekten aufmerksam. Nur wegen der dabei stattfindenden Einstülpungsprozesse wurde dieselbe bis jetzt irrtümlich als eine echte „Gastrulation" in Anspruch genommen, obwohl sie, wie ich zeigen konnte, mit der Bildung eines Urdarmes in Wirklichkeit überhaupt gar nichts zu thun hat.

Die nämliche Vorsicht wird bei dem Vergleich von Primitivrinnen und Blastopori, von Einstülpungs- und Einwanderungsprozessen bei anderen Tieren notwendig sein. Sicherlich entstehen in allen diesen Fällen die zweischichtigen „Gastrulalarven" nach ganz einfachen mechanischen Prinzipien, ohne dass die mühsame Rekapitulation einer zweischichtigen Urahnenform sich vollziehen muss.

Mehrfach habe ich schon Gelegenheit genommen, darauf hinzuweisen, dass Invaginationsprozesse nicht nur beim Beginne der Embryonalentwickelung auftreten, sondern nicht selten auch in ihrem weiteren Verlaufe vorkommen. Es sei hier nur wieder an die Mesodermbildung der Insekten, an die durch Oenocyten hervorgerufenen metastigmatischen Einstülpungen, an die Geschlechtsgrube der Genitalzellen vieler Orthopteren u. s. w. erinnert. Die Geschlechtsgrube von *Phyllodromia* wurde thatsächlich wegen der äusseren Aehnlichkeit mit einer Gastrulaeinstülpung bis jetzt als sogenannter „Blastoporus" gedeutet. Wenn die erwähnten, ganz gewiss doch sehr verschiedenartigen Bildungen in übereinstimmender Form auftreten, so ist dies nur dadurch zu erklären, dass sie anfangs alle unter den gleichen oder doch unter ähnlichen mechanischen Bedingungen angelegt werden.

Das Vorhandensein gastrulaartiger Einstülpungen selbst noch im weiteren Entwickelungsverlauf dürfte genugsam beweisen, dass der Gastrulationsakt allein für den Vergleich und die Homologisirung von Keimblättern niemals ein Kriterium abgiebt.

Das Charakteristische eines Gastrulationsprozesses liegt nun aber bekanntlich nicht allein in der bald mehr, bald weniger deutlich ausgeprägten Bildung von Blastoporus und Urdarm, sondern ist vielmehr darin zu erblicken, dass die ins Innere gelangte und als Entoderm bezeichnete Zellenmasse stets den assimilirenden Teil des Verdauungstraktes liefern soll. Hiermit ist also anscheinend das innere Keimblatt dem äusseren gegenüber durch besondere Qualitäten von vornherein ausgezeichnet.

Lange Zeit hindurch glaubte man an diesem Satz nicht zweifeln zu dürfen, und wenn auch gelegentlich wohl widersprechende Angaben gemacht wurden, so war man geneigt, dem Dogma zuliebe, eher an einen Irrtum des Beobachters, an eine Fälschung des Entwickelungsprozesses und dergl. zu denken, als dass man an den besonderen, den Keimblättern innewohnenden, Eigenschaften gezweifelt hätte.

In neuerer Zeit ist indessen eine grössere Zahl von Fällen bekannt geworden, in denen der Darmkanal thatsächlich nur auf das ektodermale Blatt zurückzuführen ist. Es sei an dieser Stelle besonders auf die ausgezeichneten Forschungen von Braem (90), Hjort (94) und Chun (95) hingewiesen, die den unzweifelhaften Nachweis geliefert haben, dass bei der Knospung die assimilirenden Darmepithelien verschiedener Tiere auch aus dem äusseren Blatte hervorgehen können.

Allein in allen diesen Fällen handelte es sich nur um die Entwickelungsvorgänge bei der ungeschlechtlichen Vermehrung. Man konnte einwenden, dass bei der Entwickelung aus dem befruchteten Ei derartige „abnorme" Verhältnisse niemals eintreten, und dass hier die alte Anschauung zu Recht bestünde.

Von diesem Gesichtspunkte aus scheinen die Ergebnisse der vorliegenden Abhandlung nicht ohne Interesse zu sein.

Bei den (pterygoten) Insekten ist der gesammte Darmtraktus ein Derivat des äusseren Keimblattes.

Da der Insektendarm an zwei entgegengesetzten Punkten aus dem Ektoderm von Stomodäum und Proctodäum hervorgeht, so ist damit gleichzeitig ein überzeugendes Beispiel geliefert, dass die Darmbildung bei den Tieren sich vollzieht, ohne dass man zur Erklärung derselben bis zum Urdarm einer Gastrulalarve notwendig zurückgreifen muss.

Die Insekten stehen in dieser Beziehung übrigens nicht so ganz isolirt, wie es vielleicht auf den ersten Blick scheinen könnte. Auch bei gewissen Crustaceen entwickelt sich beinahe der ganze Darm aus dem ektodermalen Stomodäum und Proctodäum, während der Mitteldarm äusserst kurz bleibt und sich auf die Einmündungsstelle der entodermalen Leberdrüse beschränkt. Die Erscheinung, dass bei Crustaceen ebenfalls der eigentliche Darmtraktus unabhängig von irgend welchem Gastrulationsprozess sich entwickelt, hat ROULE (95) schon mit vollem Recht als schwerwiegenden Einwand gegen die übliche Homologisirung der Keimblätter geltend gemacht.

Gegen die letztere spricht aber mit weit grösserer Evidenz das von mir festgestellte Verhalten der Insekten. Denn bei den Crustaceen besteht der ektodermale Darm eben nur aus dem mit einer Chitinkutikula ausgekleideten Vorder- und Enddarm, während bei den Insekten sogar der Mitteldarm, der in histologischer Hinsicht aufs genaueste dem „entodermalen" Darmabschnitt anderer Tiere gleicht, vom Ektoderm abstammt.

Es besteht somit der Körper der Insekten im ausgebildeten Zustande allein aus Ektoderm und Mesoderm, ohne dass es möglich wäre, irgend einen Bestandteil mit dem Entoderm (dem primären inneren Blatte) anderer Tiere zu homologisiren.

Damit dürfte schon die Unzulänglichkeit der Keimblättertheorie zur Genüge sich dokumentiren. Denn man wird unmöglich den beiden primären Blättern eine grundlegende Bedeutung ferner noch zuschreiben können, wenn es Metazoen giebt, welche sehr wohl ohne eines dieser beiden Blätter zu existiren vermögen.

Hiergegen liesse sich vielleicht einwenden, dass von dem Zeitpunkt an, in welchem vom ektodermalen Stomodäum und Proctodäum der Insekten die zum Mitteldarm werdenden Zellenschichten ausgewachsen sind, diese letzteren eben als Entoderm bezeichnet werden müssen. Ich habe gegen eine derartige Benennung keinen Einspruch zu erheben, weil es sich dabei ja lediglich um eine, vom herkömmlichen Gebrauch etwas abweichende Anwendung eines terminus technicus handeln würde. Sofern man den betreffenden Epithelschichten den Namen Entoderm geben will, so unterliegt es indessen wohl keinem Zweifel, dass man sie jedenfalls aber nicht als ein Keimblatt auffassen darf, lediglich um sie als solches dann mit dem durch einen Gastrulationsakt anderer Tiere entstandenen Entoderm homologisiren zu können.

Würde man dieses thun, so wäre man, um die Keimblättertheorie aufrecht zu erhalten, folgerichtig gezwungen, bei den Insekten von einer „doppelmündigen Gastrula" zu sprechen!

Die Lehre von der Homologie der Keimblätter hat deswegen eine so grosse Zahl von Vertretern gefunden, weil sie vermittelst des Gastrulabegriffes uns die Möglichkeit an die Hand gab, eine Blutsverwandtschaft aller Metazoen untereinander im weitesten Sinne anzunehmen.

Aber selbst, wenn man hiervon abstrahirt und wenn man die Berechtigung so weit gehender Vergleiche nunmehr für ausgeschlossen erachtet, so könnte man immerhin doch noch an der Homologie der Keimblätter innerhalb eines und desselben Tiertypus festhalten. Es scheint, dass diese Ansicht thatsächlich von sehr vielen Forschern vertreten wird, denn der Ursprung bestimmter Organe aus diesem oder jenem Keimblatt wird in der Regel geradezu als Beweis für die Homologie oder Nichthomologie der Organe angesehen. Gehen zwei Organe bestimmter Tiere aus demselben Keimblatte hervor, so steht einer Homologisirung nichts im Wege, während bei Abstammung derselben von verschiedenen Keimblättern eine solche nicht statthaft ist.

Eine derartige Anschauungsweise setzt stillschweigend einen bestimmten konstanten Wert der beiden Keimblätter voraus, der sich in der Verschiedenartigkeit ihrer besonderen Eigenschaften dokumentiren muss.

Es hat sich nun bei den Insekten ergeben, dass selbst im Verlaufe einer typischen Entwickelung aus dem befruchteten Ei das Ektoderm die Fähigkeit besitzt, die resorbirenden Darmepithelien zu bilden und dass diese Funktion also nicht allein dem inneren Blatte zukommt.

Es dürfte dies als Beweis dienen können, dass die Keimblätter nicht von vornherein specialisirte Schichten zu sein brauchen, die sich notwendig in einer vorgeschriebenen Richtung weiter entwickeln müssen.

Die Keimblätter sind vielmehr bis zu einem gewissen Grade indifferente Zellengruppen. Auf physiologische (mechanische) Ursachen wird man es zurückzuführen haben, in welcher Weise sich diese letzteren weiter differenzieren, ob sie zu Darmepithelien werden, oder ob aus ihnen Muskeln, Hautschichten u. a. hervorgehen.

Gewiss wird man zugeben, dass die Differenzirung der Keimblätter gelegentlich auch schon in sehr frühen Embryonalstadien eintreten kann. Dies wird z. B. besonders dann der Fall sein, wenn eine Anzahl von Zellen mit Dottersubstanzen beladen ist, und deswegen solche Zellen dann sogleich einer assimilatorischen Funktion obliegen.

Es soll ferner nicht in Abrede gestellt werden, dass in vielen Fällen eben in Folge einer übereinstimmenden frühzeitigen Differenzirung die Keimblätter verschiedener Tiere einander homolog sein können und dies auch thatsächlich sehr häufig sein werden.

Da sich jedoch eine Homologie der Keimblätter weder aus ihrer Entstehung, noch aus etwaigen ihnen inne wohnenden Qualitäten a priori immer mit Bestimmtheit erschliessen lässt, so kann auch bei der Homologisirung ausgebildeter Organe deren Ursprung aus bestimmten Keimblättern nicht ausschliesslich als massgebend angesehen werden.

Zweifelsohne ist längere Zeit hindurch die Bedeutung der Ontogenie weit überschätzt worden.

Nachdem das „Biogenetische Grundgesetz" ausgesprochen war, nachdem man richtig erkannt hatte, dass die Phylogenie in der Ontogenie eine gewisse Rekapitulation erfährt, glaubte man, dass die letztere uns den Schlüssel zur Erkenntnis der Stammesverwandtschaft der Tiere untereinander geben könne. Hiermit ist man entschieden zu weit gegangen, denn es scheint, dass wenigstens die ersten Entwickelungsvorgänge bis zur Anlage der Organe überhaupt für das Verständnis der Phylogenie von sehr geringem, oder von gar keinem Werte sind.

Hatte man seither der Ontogenie vielfach eine zu hohe Bedeutung beigemessen, so wird man sich jetzt vielleicht vor dem Gegenteil, vor einer Unterschätzung der Entwickelungsgeschichte zu hüten haben. Wenn uns die Thatsachen derselben auch noch nicht berechtigen, Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den verschiedenen Tiertypen anzunehmen und dieselben auf eine gemeinsame Urform zurückzuführen, und wenn es nicht möglich ist, weitgehende Homologisirungen allein auf die entwickelungsgeschichtlichen Ergebnisse hin zu begründen, so muss doch natürlich das Studium der Organogenese, der Nachweis rudimentärer Organe während eines Entwickelungsverlaufes u. a. im einzelnen stets von grosser Wichtigkeit für die Beurteilung der Phylogenie bleiben.

Innerhalb gewisser Grenzen und unter Beobachtung der erforderlichen Kritik wird die Entwickelungsgeschichte immer wertvolle Fingerzeige für die Beziehung bestimmter Tierformen untereinander und für die Erkenntnis ihrer Organisation geben.

Litteraturverzeichnis.

AYERS, H. (84), On the development of Oecanthus niveus and its parasite Teleas. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., Vol. 3, No. 7, 1884.

BALFOUR, F. (80), Handbuch der vergleichenden Embryologie. Aus dem Englischen übersetzt von Dr. B. VETTER, Jena, 1880.

BERGH, R. S. (93), Beiträge zur Embryologie der Crustaceen. I. Zur Bildungsgeschichte des Keimstreifens von Mysis. Zool. Jahrb., Abth. Anatomie und Ontogenie, Bd. 6, 1893.

BESSELS, E. (67), Studien über die Entwickelung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 17, Heft 4, 1867.

BLOCHMANN, F. (87), Ueber die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb., Bd. 12, Heft 4, 1887.

Derselbe (87 a), Ueber das regelmässige Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insecten. Zeitschr. f. Biologie, Bd. 24, 1887.

BOBRETZKY, N. (78), Ueber die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 31, Heft 2, 1878.

BOVERI, TH. (92), Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. Sitzungsber. d. Gesell. f. Morphologie und Physiologie in München. Bd. 8, 1892.

BRAEM, F. (90), Untersuchungen über die Bryozoen des süssen Wassers. Bibliotheca Zoologica, Heft 6, 1890.

BRANDT, A. (69), Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Libelluliden und Hemipteren. Mém. Acad. St. Pétersbourg. (7) Tom. 13, Nr. 1, 1869.

BRAUER, A. (94), Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte des Skorpions. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 57, Heft 3, 1894.

BRAUER, F. (85), Systematisch-zoologische Studien. Sitzungsber. d. kais. Academie d. Wissensch., Bd. 91, Abth. 1, 1885.

BRUCE, A. T. (87), Observations on the Embryology of Insects and Arachnids. A memorial volume, Baltimore, 1887.

BÜTSCHLI, O. (70), Zur Entwickelungsgeschichte der Biene. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 20, Heft 4, 1870.

Derselbe (73), Zur Entwickelungsgeschichte der Sagitta. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 23, 1873.

Derselbe (88), Bemerkungen über die Entwickelungsgeschichte von Musca. Morph. Jahrbuch, Bd. 14, 1888.

CARRIÈRE, J. (90), Die Entwickelung der Mauerbiene (Chalicodoma muraria FABR.) im Ei. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 35, Heft 2, 1890.

CHOLODKOWSKY, N. (88), Ueber die Bildung des Entoderms bei Blatta germanica. Zool. Anzeiger, Jahrg. 11, Nr. 275, 1888.

Derselbe (89), Studien zur Entwickelungsgeschichte der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 48, Heft 1, 1889.

Derselbe (90), Zur Embryologie von Blatta germanica. Zool. Anzeiger, Jahrg. 13, Nr. 330, 1890.

Derselbe (91), Die Embryonalentwickelung von Phyllodromia (Blatta) germanica. Mém. Acad. St. Pétersbourg (7), Tom. 38, Nr. 5, 1891.

CHUN, C. (95), Das Knospungsgesetz der proliferirenden Medusen. Bibliotheca Zoologica, Heft 19, 1895.

DOHRN, A. (66), Zur Embryologie der Arthropoden. Centralblatt für die medicin. Wissenschaften, Nr. 54, Berlin, 1866.

Derselbe (76), Notizen zur Kenntniss der Insectenentwickelung. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 26, Heft 1, 1876.

DRIESCH, H. (91), Entwickelungsmechanische Studien. I. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen bei der Echinodermenentwickelung. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 53, Heft 1, 1891.

EIGENMANN, C. H. (91), On the Precocious Segregation of the Sex-Cells in Micrometrus Aggregatus Gibbons. Journ. of Morphol., Vol. 5, Nr. 3, 1891.

FAUSSEK, V. (91), Studien über die Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Afterspinnen (Phalangiidae) [russisch]. Arbeit. Petersb. Naturf. Gesell., Abth. Zoologie, Bd. 22, Lief. 2, 1891.

Derselbe (92), Zur Anatomie und Embryologie der Phalangiden. Biol. Centralblatt, Bd. 12 Nr. 1, 1892.

Ganin, M. (74), Ueber das Darmdrüsenblatt der Arthropoden. Warschauer Universitätsberichte, Bd. 1 [russisch], 1874. Ref. in Hoffmann und Schwalbe, Jahresbericht für 1874.

Graber, V. (76), Ueber den pulsirenden Bauchsinus der Insecten. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 12, 1876.

Derselbe (78), Vorläufige Ergebnisse einer grösseren Arbeit über vergleichende Embryologie der Insekten. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 15, 1878.

Derselbe (79), Die Insekten. 2. Theil: Vergleichende Lebens- und Entwickelungsgeschichte der Insecten. In: Die Naturkräfte, München, 1879.

Derselbe (88), Ueber die primäre Segmentirung des Keimstreifens der Insecten. Morphol. Jahrb., Bd. 14, 1888.

Derselbe (88a), Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insekten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien, Bd. 14, 1888.

Derselbe (88b), Ueber die Polypodie bei den Insektenembryonen. Morphol. Jahrb.. Bd. 13, 1888.

Derselbe (89), Vergleichende Studien über die Embryologie der Insecten und insbesondere der Musciden. Denkschr. Acad. Wiss. Wien, Bd. 56, 1889.

Derselbe (90), Vergleichende Studien am Keimstreifen der Insecten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien, Bd. 57, 1890.

Derselbe (91), Beiträge zur vergleichenden Embryologie der Insecten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien, Bd. 58, 1891.

Derselbe (91a), Ueber die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insecten. Biol. Centralblatt, Bd. 11, Nr. 7 und 8, 1891.

Derselbe (91b), Zur Embryologie der Insecten. Zool. Anzeiger, Jahrg. 14, Nr. 371, 1891.

Grassi, B. (84), Intorne allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Accad. Gioenia Scienz., Nat. Catania (3), Vol. 18, 1884.

Grobben, C. (79), Die Embryonalentwickelung von Moina rectirostris. Arb. Zool. Instit. Wien, Bd. 2, 1879.

Haeckel, E. (77), Studien zur Gasträatheorie. Jena, 1877.

Hatschek, B. (77), Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Lepidopteren. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 11, 1877.

Heathcote, F. G. (86), The early development of Julus. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 26, 1886.

Heider, K. (85), Ueber die Anlage der Keimblätter von Hydrophilus piceus L. Abhandl. d. k. preuss. Acad. Wiss. Berlin, 1885.

Derselbe (89), Die Embryonalentwickelung von Hydrophilus piceus L. I. Theil. Jena, 1889.

Herbst, C. (91), Beiträge zur Kenntniss der Chilopoden. Bibliotheca Zoologica. Cassel, 1891.

Herrick, F. H. (91), The Development of the American Lobster. Zool. Anzeiger, Jahrg. 12, Nr. 362, 1891.

Hertwig, O. (80), Die Chätognathen. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 14, 1880.

Derselbe (93), Die Zelle und die Gewebe, Jena, 1893.

Hertwig, O. und R. (81), Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena, 1881.

Heymons, R. (90), Ueber die hermaphroditische Anlage der Sexualdrüsen beim Männchen von Phyllodromia (Blatta L.) germanica. Zool. Anzeiger, Jahrg. 13, Nr. 342, 1890.

Derselbe (91), Die Entwickelung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica L. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 53, Heft 3, 1891.

Derselbe (92), Die Entwickelung der Cölomsäcke von Phyllodromia (Blatta) germanica L. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1892.

Derselbe (93), Ueber die Entwickelung des Ohrwurms (Forficula auricularia L.). Sitzungsberichte d. Gesellsch. Naturf. Freunde. Berlin, Jahrg. 1893, Nr. 5.

Derselbe (93a), Ueber die Entwickelung der Geschlechtszellen bei den Insecten. Sitzungsberichte d. Gesellsch. Naturf. Freunde. Berlin, Jahrg. 1893, Nr. 10.

Derselbe (94), Ueber die Bildung der Keimblätter bei den Insekten. Sitzungsberichte d. kgl. preuss. Academie d. Wissensch., Nr. 1, 1894.

Derselbe (95), Die Segmentirung des Insectenkörpers. Abhandl. d. kgl. preuss. Academie d. Wissenschaften, Berlin, 1895.

Hjort, J. (94), Beitrag zur Keimblätterlehre und Entwickelungsmechanik der Ascidenknospung. Anatomischer Anzeiger, Bd. 10, Nr. 7, 1894.

Hofer, B. (87), Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und des dazu gehörenden Nervenapparates von Blatta. Nova Acta Acad. Leop.-Carol., Tom 51, Halle, 1887.

Hurst, H. C. (90), The post-embryonic development of a Gnat (Culex). Trans. Liverpool Biol. Soc., Vol. 4, 1890.

Jackson, W. H. (89), Studies in the Morphology of the Lepidoptera. Zool. Anzeiger, Jahrg. 12, Nr. 322, 1889.

Karawaew (94), Zur embryonalen Entwickelung von Pyrrhocoris apterus. Nachrichten der Naturforschergesellschaft in Kiew. Bd. 13, Heft 1, 1894 (?), [mir nicht zugänglich gewesen].

Kennel, J. von (85 u. 88), Entwickelungsgeschichte von Peripatus Edwardsii, Blanch. und Peripatus torquatus n. sp. 1. u. 2. Theil. Arbeit. Zool. Zoot. Inst., Würzburg, 7. u. 8. Bd., 1885 und 1888.

Korotneff, A. (83), Entwickelung des Herzens bei Gryllotalpa. Zool. Anzeiger, Jahrg. 6, Nr. 156, 1883.

Derselbe (85), Die Embryologie der Gryllotalpa, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 41, Nr. 4, 1885.

Derselbe (94), Zur Entwickelung des Mitteldarmes bei den Arthropoden. Biol. Centralblatt, Bd. 14, Nr. 12, 1894.

Korschelt, E. (86), Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Elemente des Insektenovariums. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 43, Heft 4, 1883.

Derselbe (87), Zur Bildung der Eihüllen, der Micropylen und Chorionanhänge bei den Insekten. Nova Acta Acad. Leop.-Carol., Bd. 51, 1887.

Derselbe (89), Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrb., Abth. f. Anatomie u. Ontogenie, Bd. 4, Heft 1, 1889.

Korschelt und Heider (92), Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Heft 2, Jena, 1892.

Koulaguine, M. V. (92), Notice pour servir à l'histoire du développement des hyménoptères parasites. Congrès international de Zoologie, 2. Session à Moscou, Part. 1, 1892.

Kowalevsky, A. (71), Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg (7), Bd. 16, Nr. 12, 1871.

Derselbe (86), Zur embryonalen Entwickelung der Musciden. Biol. Centralblatt, Bd. 6, Nr. 2, 1886.

Derselbe (86 a), Zum Verhalten des Rückengefässes und des guirlandenförmigen Zellenstranges der Musciden während der Metamorphose. Biol. Centralblatt, Bd. 6, Nr. 3, 1886.

Derselbe (89), Ein Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane. Biol. Centralblatt, Bd. 9, Nr. 2—4, 1889.

Lankester, E. Ray (73), On the primitive Cell-layers of the Embryo as the Basis of Genealogical Classification of Animals, and on the Origin of Vascular and Lymph Systems. Annals and Magazin of Nat. Hist. (4), Nr. 65, 1873.

Lowne, B. Th. (90), The Anatomy, Physiology, Morphology and Development of the Blow-Fly (Calliphora erythrocephala). London, 1890—1895.

Mayer, P. (76), Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insecten. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 10, 1876.

Meinert, F. (63), Anatomia Forficularum I. Kjöbenhavn, 1863.

Metschnikoff, E. (74), Embryologie der doppelfüssigen Myriopoden (Chilognatha). Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 24, Heft 3, 1874.

Derselbe (75), Embryologisches über Geophilus. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 25, Heft 3, 1875.

Meyer, E. (87), Studien über den Körperbau der Anneliden. Mittheil. d. Zool. Station Neapel, Bd. 7, Heft 4, 1887.

Miall, L. C., and Denny, A. (86), The structure and life history of the Cockroach (Periplaneta orientalis). London, 1886.

Nusbaum, J. (82), Zur Entwickelungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten. Zool. Anzeiger, Jahrg. 5, Nr. 126, 1882.

Derselbe (83), Vorläufige Mittheilung über die Chorda der Arthropoden. Zool. Anzeiger, Jahrg. 6, Nr. 140, 1883.

Derselbe (84), Ueber die Entwickelungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten [polnisch]. Lemberg, 1884.

Derselbe (86), The embryonic development of the Cockroach (Blatta germanica). In: The structure and life history of the Cockroach by L. C. Miall and A. Denny. London, 1886.

Derselbe (87), L'Embryologie de Mysis Chamaeleo Thomps. Arch. zool. expér. (2), Tom. 5, 1887.

Derselbe (88), Die Entwickelung der Keimblätter bei Meloë proscarabaeus Marsham. Biol. Centralbl., Bd. 8, Nr. 15, 1888.

Derselbe (89), Zur Frage der Segmentierung des Keimstreifens und der Bauchanhänge der Insektenembryonen. Biol. Centralblatt, Bd. 9, Nr. 17, 1889.

Derselbe (90), Zur Frage der Rückenbildung bei den Insektenembryonen. Biol. Centralblatt, Bd. 10, Nr. 4, 1890.

Derselbe (91), Zur Embryologie des Meloë proscarabaeus Marsham [polnisch]. Lemberg, 1891.

Nussbaum, M. (80), Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 18, 1880.

Derselbe (93), Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Vererbung. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 41, 1893.

Palmén, J. A. (84), Ueber paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei den Insekten. Eine morphologische Untersuchung. Helsingfors, 1884.

Patten, W. (84), The Development of Phryganids with a preliminary note on the Development of Blatta germanica. Quart. Journ. Micr. Science, Vol. 24, 1884.

Derselbe (88), Studies on the Eyes of Arthropods. Journal of Morphology, Vol. 2, Nr. 1, 1888.

Derselbe (90), On the Origin of Vertebrates from Arachnoids. Quart. Journ. Micr. Science, Vol. 31, 1890.

vom Rath, O. (93), Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa. II. Theil: Die Bedeutung der Amitose in Sexualzellen und ihr Vorkommen im Genitalapparat von Salamandra maculosa. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 57, Heft 1, 1893.

Reichenbach, H. (77), Die Embryonalanlage und die erste Entwickelung des Flusskrebses. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 29, Heft 2, 1877.

Derselbe (88), Studien zur Entwickelungsgeschichte des Flusskrebses. Abhandl. d. Senckenberg'schen Naturf. Gesellschaft Frankfurt a. M., Bd. 14, 1888.

Ritter, R. (90), Die Entwickelung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei Chironomus. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 50, Heft 3, 1890.

Roule, M. L. (95), Études sur le développement des Crustacés. Annales d. sciences nat., Tom. 18, 1895.

Schäffer, C. (89), Beiträge zur Histologie der Insekten. Zool. Jahrb., Abth. f. Anatomie und Ontogenie, Bd. 3, Heft 4, 1889.

Schmidt, F. (89), Die Bildung des Blastoderms und des Keimstreifens der Musciden. Sitzungsber. Naturf. Gesellsch. Dorpat, Bd. 8, 1889.

Sedgwick, A. (85—88), The Development of the Cape Species of Peripatus. Part I—IV. Quart. Journ. Micr. Science, Vol. 25—28, 1885—1888.

Sograff, N. (82), Zur Embryologie der Chilopoden. Zool. Anzeiger, Jahrg. 5, Nr. 124, 1882.

Tichomiroff, A. (79), Ueber die Entwickelungsgeschichte des Seidenwurms. Zool. Anzeiger, Jahrg. 2, Nr. 20, 1879.

Derselbe (82), Zur Entwickelungsgeschichte des Seidenspinners (Bombyx mori) im Ei [russisch]. Arb. Labor. Zool. Mus. Moskau, Bd. 1, 1882.

Derselbe (90), Ueber die Entwickelung der Calandra granaria. VIII. russische Naturf. Versammlung St. Petersburg, 1890. Ref. in Biol. Centralblatt, Bd. 10, Nr. 13, 14, 1890.

Derselbe (92), Aus der Entwickelungsgeschichte der Insecten. Festschrift zum 70. Geburtstage Rudolf Leuckarts. Leipzig, 1892.

Tichomirowa, O. (90), Zur Embryologie von Chrysopa. VIII. russische Naturf.-Versammlung St. Petersburg, 1890. Ref. in Biol. Centralblatt, Bd. 10, Nr. 13, 14, 1890.

Dieselbe (92), Sur l'histoire du développement de Chrysopa perla. Congrès international de Zoologie, 2. Session à Moscou. Part I, 1892.

Viallanes, H. (90), Sur quelques Points de l'Histoire du Développement embryonnaire de la Mante religieuse (Mantis religiosa). Revue Biol. du Nord de la France. Tom. 2, Nr. 12, 1890.

Derselbe (91), Sur quelques Points de l'Histoire du Développement embryonnaire de la Mante religieuse (Mantis religiosa). Annal. des Sciences Nat., Tom. 11, 1891.

Voeltzkow, A. (89), Entwickelung im Ei von Musca vomitoria. Arbeit. Zool. Zoot. Inst. Würzburg, Bd. 9, 1889.

Derselbe (89a), Melolontha vulgaris. Ein Beitrag zur Entwickelung im Ei bei Insecten. Arbeit. Zool. Zoot. Institut Würzburg, Bd. 9, 1889.

Weismann, A. (63), Die Entwickelung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an Chironomus spec., Musca vomitoria und Pulex canis. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 13, Heft 1, 1863.

Derselbe (64), Die nachembryonale Entwickelung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 14, Heft 3, 1864.

Derselbe (82), Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwickelungsvorgänge im Insectenei. Beiträge zur Anatomie und Physiologie (Festschrift für J. Henle). Bonn, 1882.

Wheeler, W. M. (89), The Embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. of Morphology, Vol. 3, Nr. 2, 1889.

Derselbe (90), On the Appendages of the first Abdominal Segment of Embryo Insects. Trans. Wis. Acad. Sciences Arts and Letters, Vol. 8, 1890.

Derselbe (91), Neuroblasts in the Arthropod Embryo. Journ. of Morphology, Vol. 4, Nr. 3, 1891.

Derselbe (92), Concerning the „Blood-tissue" of the Insecta. Psyche, Journal of Entomology, Febr.—Apr. 1892.

Derselbe (93), A Contribution to Insect Embryology. Journ. of Morphology, Vol. 8, Nr. 1, 1893.

Wielowiejsky, H. von (83), Ueber den Fettkörper von Corethra plumicornis und seine Entwickelung. Zool. Anzeiger, Jahrg. 6, Nr. 141, 1883.

Derselbe (86), Ueber das Blutgewebe der Insecten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 43, Heft 3, 1886.

Will, L. (88). Entwickelungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb., Abth. f. Anatomie und Ontogenie, Bd. 3, Heft 2, 1888.

Wilson, E. B. (93), Amphioxus and the Mosaic Theorie of Development. Journ. of Morphology, Vol. 8, Nr. 3, 1893.

Witlaczil, E. (84), Entwickelungsgeschichte der Aphiden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 40, Heft 4, 1884.

Woodworth, C. W. (89), Studies on the embryological development of Euvanessa Antiopa. In: The butterflies of the Eastern United States and Canada with special reference to New England. Cambridge, Mass., 1889.

Erklärung der Tafeln.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen [1]).

A After.
Abs_{1-11} Abdominalsegment (1.—11.).
Abx_{1-11} Abdominalextremität (1.—11.).
Abx_{11} Cerci (11. Abdominalextremität).
am Amnion.
amh hintere Amnionfalte.
amhl Amnionhöhle.
amr Reste der zerfallenden Amnionzellen.
amv vordere Amnionfalte.
Ans Analsegment.
Ant Antenne.
Aor Aorta.
ap Augenplatte.
apoph interganglionale Hypodermiseinsenkung.

Bl Weismann'sches Keimhautblastem.
Blk laterale Blutlakune.
Blt Blastoderm.
bltz Blastodermzellen.
blz Blutzellen.

C Rückengefäss (Herz).
cbl Cardioblasten.
cc Wandung des Rückengefässes.
chr Chromatin des Kerns.
cöl Cölom (Ursegmenthöhle).

D Dotter.
Dc Deuterencephalum (Deutocerebrum = Ganglion des Antennensegmentes).
dk Kern einer Dotterzelle.
Dors dorsale Seite.
dvdr Anlage der Dorsoventralmuskeln.
dve Anlage des Musculus extensor pedis.
dvf Anlage des Musculus flexor pedis.
dvlm Anlage der ventralen Längsmuskeln.
dvm Dorsoventralmuskeln.
dz Dotterzellen.

Ed Enddarm.
ekt Ektoderm.
ektd ektodermaler Abschnitt der Geschlechtsausführungsgänge.
endf Endfadenplatte.
eplh hintere Epithellamelle.
eplv vordere Epithellamelle.
eplw Wucherung des stomodäalen Epithels, aus welcher die vordere Epithellamelle hervorgeht.
eplww Wucherung des proktodäalen Epithels, aus welcher die hintere Epithellamelle hervorgeht.
eplz Epithelzellen des Mitteldarmes.
epz Epithelzellen der Geschlechtsdrüse.
Esch Eischale (Chorion).
Ez Eizahn.

Fc Facettenaugen.
fk Fettkörpergewebe.
flmd Musculus flexor mandibulae.
fz Furchungszellen.

ggl. ab_{1-11} Abdominalganglion (1.—11.).
ggl. all Ganglia allata.
ggl. fr Ganglion frontale.
ggl. md Mandibularganglion.
ggl. mx_{1-2} Maxillarganglion (1.—2.).
ggl. occ Ganglion occipitale.
ggl. op Ganglion opticum.
ggl. phar Ganglia pharyngea.
ggl. spl Ganglia splanchnica.
ggl. th_{1-3} Thoraxganglion (1.—3.).
Ggr Geschlechtsgrube.
Gh Gehirn.
glz Ganglienzellen.
Gna Geschlechtsanlage.
grlh hintere Grenzlamelle.
grlv vordere Grenzlamelle.
gsl Geschlechtsleiste.
gz Geschlechtszellen.

H Hinterende.
hmed hinteres Medianlager von Ganglienzellen.
hqk hintere Querkommissur.
hyp Hypodermis (dermatogene Schicht).

igv interganglionale Verdickung.

Kr Kropf.

lk Längskommissur des Bauchmarkes.
lm laterale Längsmuskeln.
lob_{1-3} Lobus des Protencephalum (1.—3.).

1) Die Textfiguren sind mit römischen, die Figuren der Tafeln mit arabischen Ziffern bezeichnet.

Malp Malpighi'sche Gefässe.
Malpd Ausführungsgang der Malpighi'schen Gefässe.
Mcr Micropyle.
Md Mandibeln.
Mdm Mitteldarm.
Mds Mandibularsegment.
mes Mesoderm.
mesa Mesoderm des Analsegmentes.
mesk Mesoderm des primären Kopfsegmentes.
Mm Muskelmagen.
mm Muskelschicht von Vorder- und Enddarm (Mesoderm).
mmed mittleres Medianlager von Ganglienzellen.
Mpl Mittelplatte.
msk Muskeln.
mst Mittelstrang des Bauchmarks.
mstz neurogene Zellen (Ganglienzellen) des Mittelstranges.
Mx_{1-2} Maxille (1.—2).
Mxs_{1-2} Maxillarsegment (1.—2.).

nbl Neuroblasten.
nbl_1 Neuroblasten des Mittelstrangs.
nbl_2 Neuroblasten im Bereiche des Lobus primus vom Protencephalum.
Neur Neuralrinne.
neur neurogene Schicht.
nmm Neurilemm.
N. rec Nervus recurrens.
n. spl Anlagen der von den *ggl. phar* nach hinten ziehenden paarigen Schlundnerven.
nucl Nucleolus.

O Mundöffnung.
Ob Oberlippe.
ön Oenocyten.
Ov Ovarium.
ovd Ovidukt.

palp Palpus der ersten Maxille.
par Paracyten.
parst paracardialer Zellenstrang.
perfk pericardiales Fettkörpergewebe.
pers Pericardialseptum.
perz Pericardialzellen.
Prc Protencephalum (Protocerebrum).
prep Epithel des Enddarmes.
Proct Enddarm (Proctodäum).
prp proximaler Abschnitt der Enddarmhöhle, von welchem lateral die Malpighi'schen Gefässe ausgehen.
pst Punktsubstanz.

qk Querkommissur des Bauchmarks.

R die mediane Rinne, welche durch Einwanderung des Mesoderms bedingt wird.
rvd rudimentärer Ausführungsgang der Geschlechtsdrüse.

sbks Subösophagealkommissur.
Sch Scheitellappen.
ser Serosa.
sflmd Sehne des Musculus flexor mandibulae.
sök Subösophagealkörper.
Spd Speicheldrüsen.
spks Supraösophagealkommissur.
Spl Seitenplatten.
splm Muskelschicht des Mitteldarmes (splanchnisches Mesoderm).
sst Seitenstränge des Bauchmarks.
sstz neurogene Zellen der Seitenstränge (Ganglienzellen derselben).
St Stigmen.
Stb bakterienartige Stäbchen.
Stbl Stinkblasen.
Stom Vorderdarm (Stomodäum).
stp Epithel des Vorderdarmes.
sw somatische Ursegmentwand.

Tent Tentorium.
Tentd dorsale Schenkel des Tentorium.
$Term_7$ Terminalampullen des 7. Abdominalsegmentes.
$Term_{10}$ Terminalampullen des 10. Abdominalsegmentes.
Test Hoden.
Ths_{1-3} Thorakalsegment (1.—3.).
Thx_{1-3} Thorakalextremität (Beinpaare) (1.—3.).
Tr Tracheen.
Trc Tritencephalum (Tritocerebrum = Ganglion des Vorkiefersegmentes).

uggl Unterschlundganglion (Mandibularganglion + 1.—2. Maxillarganglion).
us ab_{1-11} abdominales Ursegment (1.—11.).
us ant Ursegment des Antennensegmentes.
us md Ursegment des Mandibularsegmentes.
us mx_{1-2} Ursegment des 1.—2. Maxillarsegmentes.
us th_{1-3} thorakales Ursegment (1.—3.).
us vk rudimentäres Ursegment des Vorkiefersegmentes.

V Vorderende.
vbs ventraler Blutsinus = Epineuralsinus (erste Anlage der definitiven Leibeshöhle).
Vd Vorderdarm.
vdf Vas deferens.
Vent Ventralseite.
Vks Vorkiefersegment.
vlm ventrale Längsmuskeln.
vmed vorderes Medianlager von Ganglienzellen.
vpl ventrale Muskelplatten.
vqk vordere Querkommissur.
vtrm transversale Ventralmuskeln.
vw viscerale Ursegmentwand.

w ringförmiger Epithelwulst am proximalen Ende des Proctodäums.

xus in der Extremität befindlicher, ventraler Abschnitt des Ursegmentes.

yst Hypodermiseinstülpung.

zpl Zellplasma.

Bemerkung: Die Ausdrücke „Vorderende, Hinterende, Dorsalseite, Ventralseite" beziehen sich nicht auf den Keimstreifen, sondern betreffen das gesammte Ei mit Rücksicht auf die endgültige Orientirung des Embryos in demselben.



Tafel I.

Tafel I.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Ei von *Forficula*. An der Peripherie das WEISMANN'sche Keimhautblastem (*Bl*). Im Innern sind Furchungszellen erkennbar, von denen die einen (*fz*) im Dotter zurückbleiben, während die anderen (fz^1), deren Kerne in Teilung begriffen sind, zur Oberfläche emporsteigen. Vergr. 52.

„ 2. Querschnitt durch ein Ei von *Forficula*, etwas weiter entwickelt wie dasjenige in der vorigen Figur. Furchungszellen sind in das Blastem eingewandert. Zellgrenzen sind daselbst noch nicht zu unterscheiden. Im Innern des Eies sind Zellen zurückgeblieben, welche zu Dotterzellen (*dz*) werden. Die Kerne sämmtlicher Zellen in Vorbereitung zur Teilung. Vergr. 52.

„ 3. Schnitt durch das Blastoderm von *Forficula*. Einige Blastodermzellen sind von der Oberfläche abgedrängt. Im Innern eine Dotterzelle (*dz*). Vergr. 100.

„ 4. Querschnitt durch ein Ei von *Forficula*. Zwei gegenüberliegende Längsseiten der Blastodermschicht sind verdickt, von dort schnüren sich Paracyten (*par*) ab und wandern in den Dotter ein. In letzterem Dotterzellen. Verg. 90.

„ 5. Querschnitt durch ein Ei von *Forficula* in der Nähe des hinteren Poles. Umgeben vom Blastoderm sind an der Dorsalseite die Zellen der Geschlechtsanlage (*Gna*) sichtbar, welche vom hinteren Pol in das Innere des Eies eingedrungen sind. Vergr. 90.

„ 6. Die ventrale Hälfte eines Querschnittes durch das Ei von *Forficula*. Die Zellen der Mittelplatte (*Mpl*) in lebhafter Vermehrung begriffen, beginnen in das Innere einzudringen (Mesodermbildung). Vergr. 90.

„ 7. Querschnitt durch die Mittelplatte (*Mpl*) von *Forficula*. Dieselbe wird von den Seitenplatten (*Spl*) überwachsen. Vergr. 200.

„ 8. Ei von *Forficula*, von der Ventralseite betrachtet. In der Medianlinie eine Rinne, die durch die sich einsenkende Mittelplatte hervorgerufen ist. Vergr. 50.

„ 9. Ei von *Forficula* von der Ventralseite betrachtet. Der Keimstreifen ist bereits dorsal gekrümmt. Nur der Kopf und das erste Thoraxsegment desselben sind sichtbar. Vergr. 50.

„ 10. Dasselbe Ei, wie in Fig. 9, von der Dorsalseite gesehen. Es zeigt sich der Abdominalteil des Keimstreifens, welcher sich nicht in der Medianlinie befindet, sondern nach links abneigt; er reicht beinahe bis zum vorderen Eipole, an dem die Micropyle (*Mcr*) erkennbar ist. Das Hinterende des Keimstreifens ist ventralwärts eingekrümmt (Kaudalkrümmung). Vergr. 50.

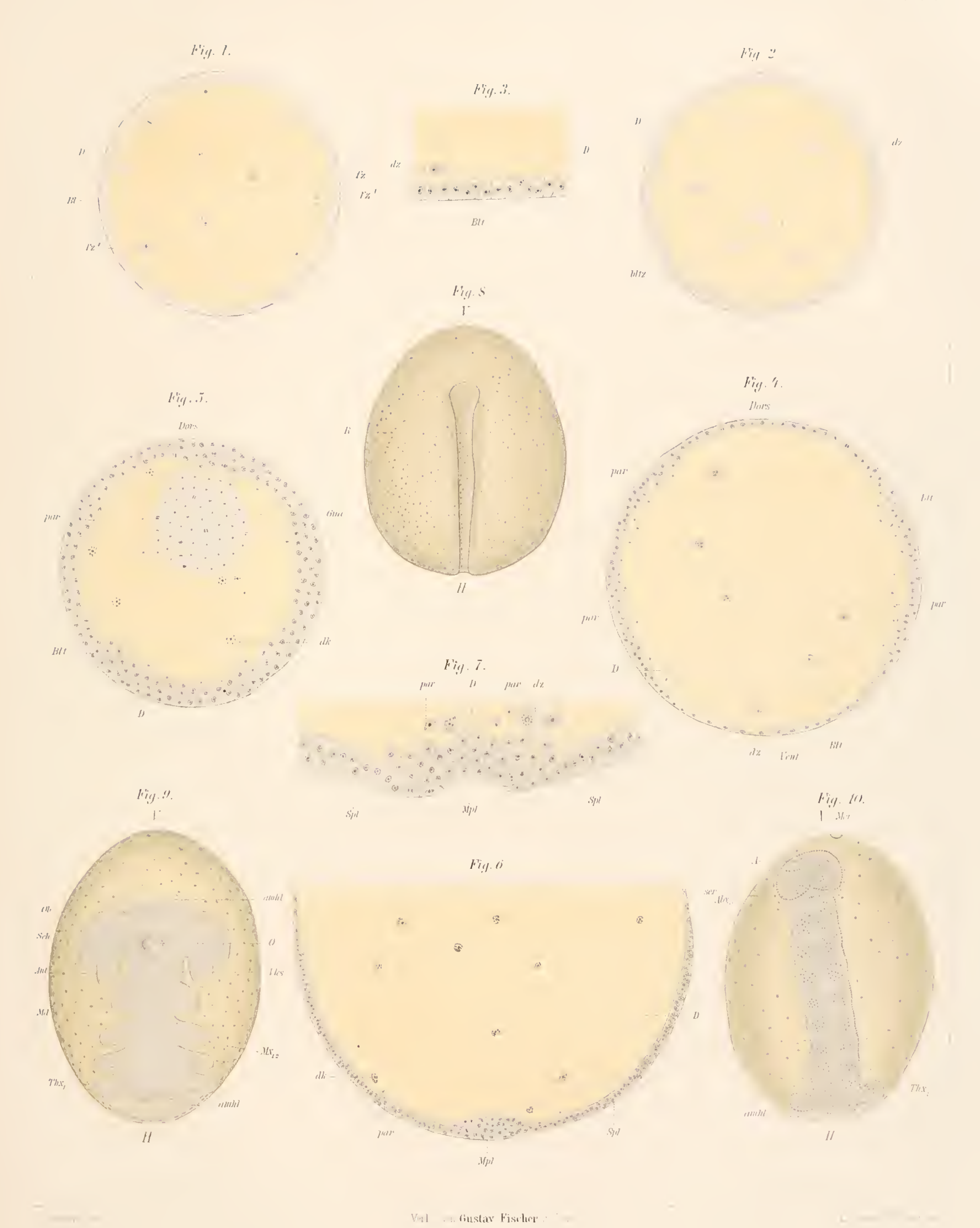


Fig. 1.
D
Bl
Fz
Fz'
Fig. 3.
dz
D
Blt
Fig. 2
D
dz
bltz
Fig. 8
V
R
H
Fig. 5.
Dors
par
Gna
Blt
dk
D
Fig. 4.
Dors
par
Blt
par
par
D
dz
Vent
Blt
Fig. 7.
par
D
par
dz
Spl
Mpl
Spl
Fig. 9.
V
amhl
Ob
Sch
O
Ant
Ves
Md
Mx
Thx
amhl
H
Fig. 6
D
dk
par
Spl
Mpl
Fig. 10.
Ms
A
ser
Abx
Thx
amhl
H



Tafel II.

Tafel II.

Fig. 11. Querschnitt durch die interganglionale Region des Bauchmarkes von *Forficula*. Es sind im Bereiche des Mittelstranges zwei übereinander liegende Neuroblasten (nbl_1) getroffen. Auch in den Seitensträngen sind solche (*nbl*) zu sehen. Vergr. 315.

„ 12. Querschnitt durch die Mitte eines sich entwickelnden Bauchmarkganglions von *Forficula*. Im Mittelstrang (*mst*) keine Neuroblasten, in den Seitensträngen jederseits deren 5 (*nbl*). Vergr. 355.

„ 13. Querschnitt durch das zweite Abdominalganglion eines Keimstreifens von *Forficula*. Es beginnt sich die vordere (Quer-)Kommissur zu entwickeln. Innerhalb der Seitenstränge ist eine Kreuzung der von den Ganglionzellen ausstrahlenden Faserzüge zu bemerken. Von den Zellen des Mittelstranges gehen Faserzüge aus, welche mit denen der Seitenstränge in Verbindung treten. Vergr. 425.

„ 14. Schnitt durch die interganglionale Verdickung im Protencephalum eines nahezu reifen Embryo von *Forficula*. Dieselbe (*igv*) ist von der Oberfläche abgeschnürt und rings von Ganglienzellen umgeben worden. An der Oberfläche im Zerfall begriffene Neuroblasten (*nbl*). Vergr. 230.

„ 15. Schnitt durch die sich entwickelnde Supraösophagealkommissur von *Forficula*. An der zwischen den Hälften des Protencephalums (*Prc*) befindlichen Strecke lösen sich von der (dermatogenen) Epithelschicht (*hyp*) Zellen ab (*neur*), welche die Faserzüge der genannten Kommissur bilden. Vergr. 425.

„ 16. Querschnitt durch den hinteren Kopfteil eines Embryo von *Forficula* unmittelbar nach vollendeter Umrollung des letzteren. An der Dorsalseite befindet sich das von der Serosa gebildete Dorsalorgan (*ser*). An der Ventralseite das Unterschlundganglion (*ugl*). Letzteres wird überbrückt von den Tentoriumanlagen (*Tent*), von denen zwei dorsale Schenkel (*Tentd*) ausgehen. Lateral von ihnen die Muskelanlagen des flexor mandibulae, in welchen die Sehnenanlagen (*sflmd*) sichtbar sind. An der latero-ventralen Seite der Antennensomite (*us ant*) die Ganglia allata, an der medialen Seite, noch dem Schlundektoderm (*Vd*) angelagert, die Ganglia pharyngea. Vergr. 120.

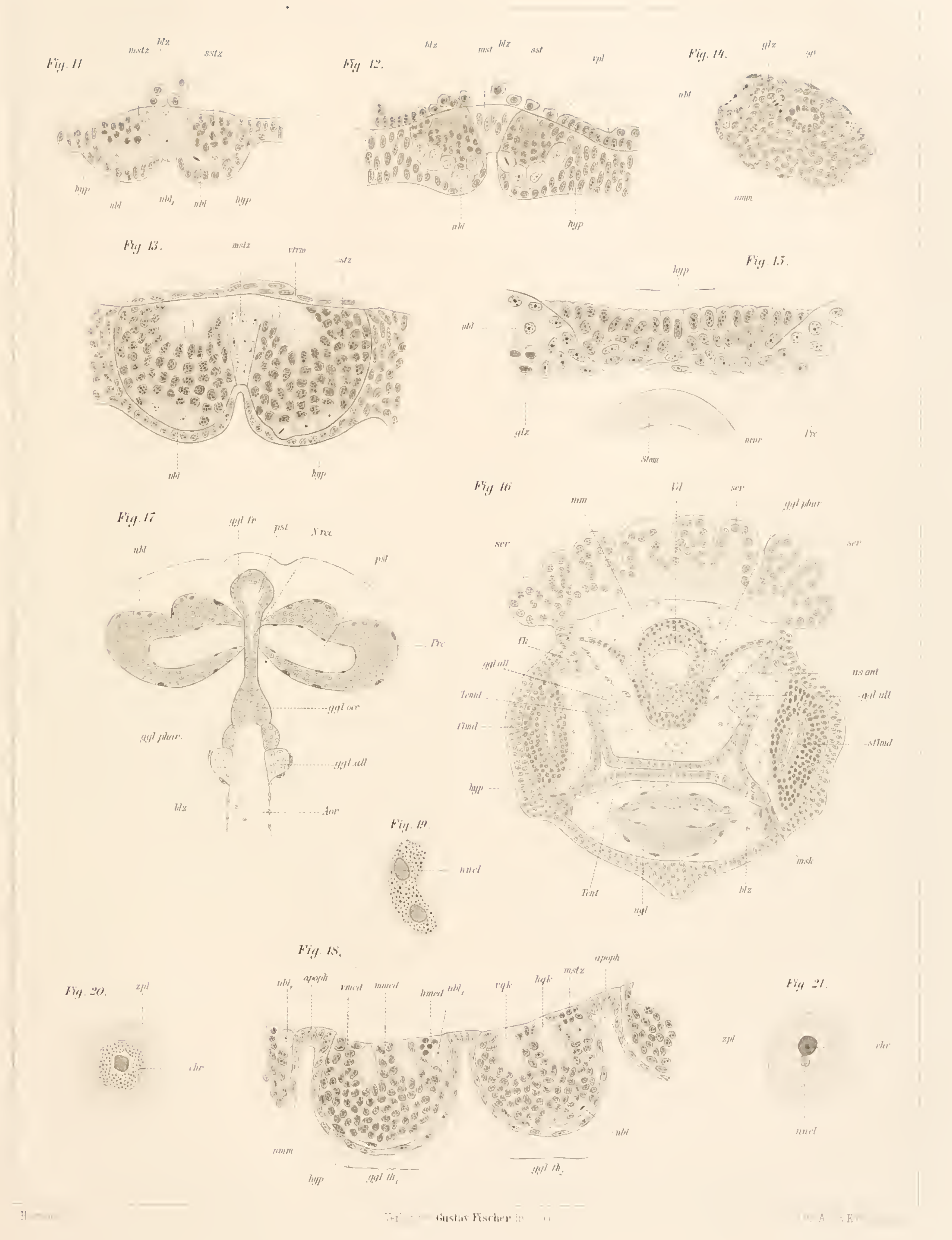
„ 17. Vorderhirn und Schlundganglien eines Embryo von *Forficula* in einem etwas älteren Stadium als demjenigen der vorigen Figur. Zusammengestellt nach einer Serie von Frontalschnitten. Vergr. 90.

„ 18. Sagittalschnitt durch das 1. und 2. Thorakalganglion von *Forficula* vor der Umrollung des Keimstreifens. Sichtbar sind die 3 Medianlager von Ganglienzellen. Im hinteren Lager (*hmed*) die Neuroblasten und Ganglienzellen der darauf folgenden interganglionalen Region. In den interganglionalen Hypodermiseinsenkungen (*apoph*) entwickeln sich später die Apophysen des Endoskelets. Vergr. 230.

„ 19. Kern einer Dotterzelle von *Forficula* in Teilung begriffen. Der Nucleolus ist bereits durchgeschnürt. Vergr. 670.

„ 20. Genitalzelle von *Forficula*. Im Centrum des Kernes der grosse Nucleolus (Paranuclein) durch feine Fädchen in einem mit Flüssigkeit gefüllten Hohlraume suspendirt. Im Umkreise des letzteren das Chromatingerüst (*chr*). Vergr. 750. (Im Text p. 98 ist irrtümlich auf Fig. 21 verwiesen worden.)

„ 21. Paracyte von *Forficula*. Der Zellkern hat sich aufgelöst. Seine Bestandteile, Chromatin (*chr*) und Nucleolus (*nucl*), liegen frei im Zellplasma von einer Flüssigkeitsansammlung umgeben. Vergr. 670.



Verlag von Gustav Fischer in Jena



Tafel III.

Tafel III.

Fig. 22. Querschnitt durch die Scheitellappen eines jugendlichen Keimstreifens von *Forficula*. Lateral von der Oberlippe (*Ob*) die Anlagen des Protencephalums (*Prc*) mit zahlreichen zum Teil noch oberflächlich gelagerten Neuroblasten. Unter der Oberlippe das Mesoderm des primären Kopfsegmentes (*mesk*). Vergr. 130.

„ 23. Querschnitt durch das Antennensegment von *Forficula*. Der Schnitt, welcher demselben Keimstreifen wie in Fig. 22 angehört, ist etwas schief ausgefallen. In der Medianlinie die Mundeinstülpung (*O*). Lateral davon die Anlagen des Deuterencephalums (*Dc*). Auf der rechten Seite der Figur sind noch einige Neuroblasten des Protencephalums (*Prc*) zu sehen. Links ist ein Cölomsäckchen des Antennensegmentes (*us ant*) getroffen. Vergr. 130.

„ 24. Querschnitt durch das Vorkiefersegment desselben Keimstreifens wie in Fig. 22 und 23. Es ist das rudimentäre Cölomsäckchenpaar des betreffenden Segmentes (*us. vk*) und die Anlage des Tritencephalum (*Trc*) zu sehen. Vergr. 130.

„ 25. Querschnitt durch das Vorkiefersegment von *Forficula*. Etwas älterer Keimstreifen wie in Fig. 24. Vergr. 130.

„ 26. Querschnitt durch die vordere Abdominalregion. Demselben Keimstreifen entnommen wie Fig. 22 bis 24. Die Ursegmente (*us. ab*), deren Hohlraum noch spaltförmig ist, sind in der Medianlinie verbunden. Vergr. 145.

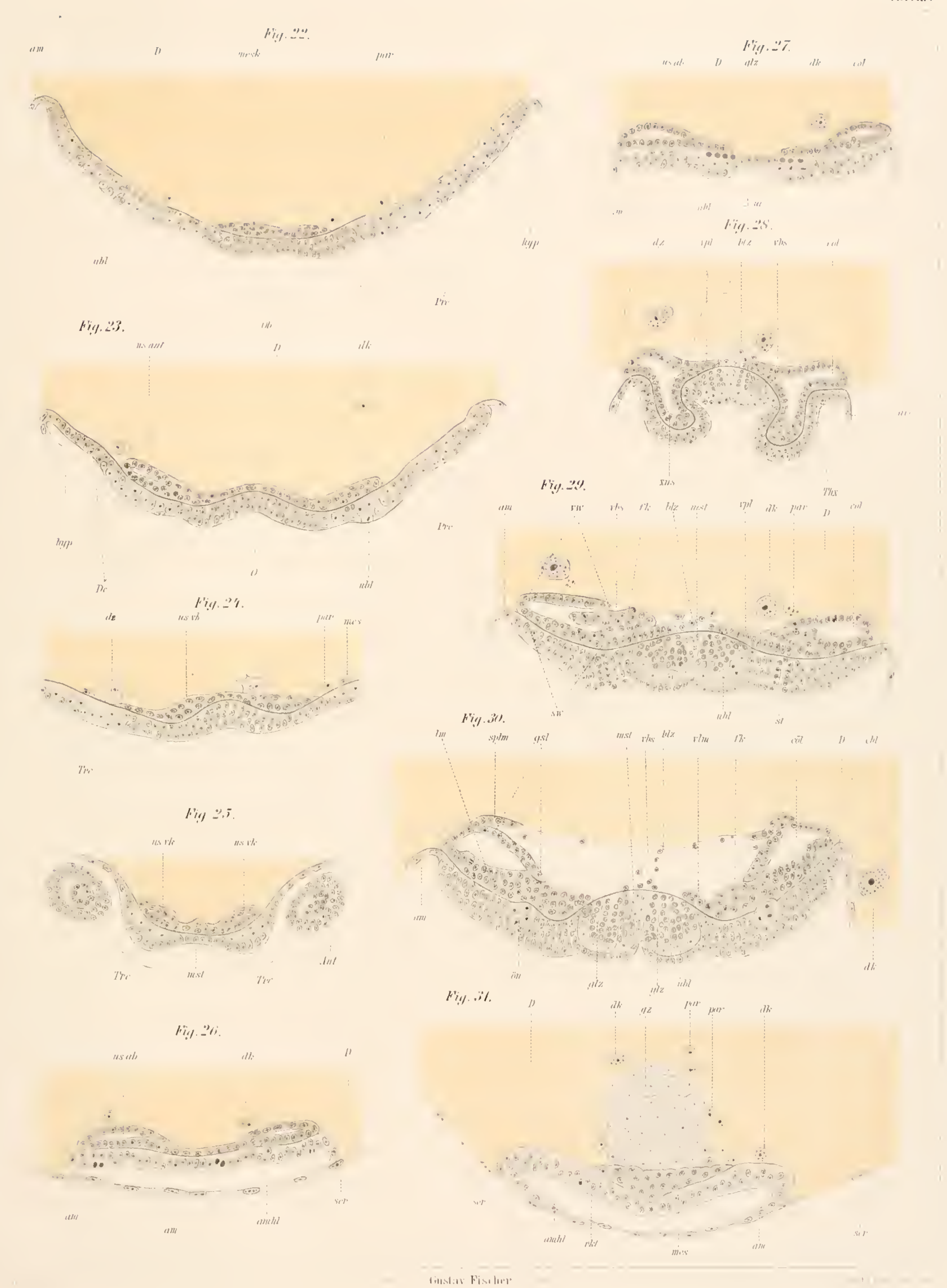
„ 27. Querschnitt durch das Abdomen eines Keimstreifens von *Forficula*. Etwas älteres Stadium als in der vorigen Figur. Die Ursegmente sind in der Medianlinie getrennt. In den Seitensträngen des Bauchmarkes beginnen die Neuroblasten (*nbl*) Ganglienzellen (*glz*) zu produziren. Vergr. 180.

„ 28. Querschnitt durch den Thorax eines Keimstreifens von *Forficula* nach Anlage der Beinpaare. Die Cölomsäcke erstrecken sich in die Extremitäten hinein, die Blutzellen (*blz*) haben sich differenzirt, die Dottersegmentirung ist eingetreten und die definitive Leibeshöhle (Epineuralsinus, *vbs*) beginnt sichtbar zu werden. Vergr. 120.

„ 29. Querschnitt durch die Mitte des vierten Abdominalsegmentes eines *Forficula*-Keimstreifens. Ein älteres Stadium als das der vorigen Figur. Das Fettkörpergewebe (*fk*) dringt in die Ursegmenthöhle ein. Die viscerale Wand endet medial mit freiem Rande, so dass, wie besonders an der linken Seite der Figur zu sehen, eine Kommunikation zwischen definitiver Leibeshöhle (Epineuralsinus) und primärer Leibeshöhle (Cölom) eingetreten ist. Vergr. 120.

„ 30. Querschnitt durch das Abdomen eines Keimstreifens von *Forficula*. Weiter entwickeltes Stadium, als in Fig. 29. Der Epineuralsinus ist vergrössert und die Darmmuskelschicht (*splm*) angelegt. Eine kleine Ausstülpung an dem latero-dorsalen Teile der Ursegmente liefert die Cardioblasten (*cbl*). Vergr. 120.

„ 31. Querschnitt durch das Hinterende eines jugendlichen Keimstreifens von *Forficula* nach Ueberwachsung der Mittelplatte. Es ist die kugelige Genitalanlage (*gz*) getroffen, welche der noch ungegliederten Mesodermschicht (*mes*) anliegt. Vergr. 145.


Fig. 22.
Fig. 23.
Fig. 24.
Fig. 25.
Fig. 26.
Fig. 27.
Fig. 28.
Fig. 29.
Fig. 30.
Fig. 31.



Tafel IV

Tafel IV.

Fig. 32. Querschnitt durch die Abdominalregion eines Keimstreifens von *Forficula* kurz vor der Umrollung. Sämmtliche mesodermale Organe sind in der Anlage vorhanden. Vergr. 200.

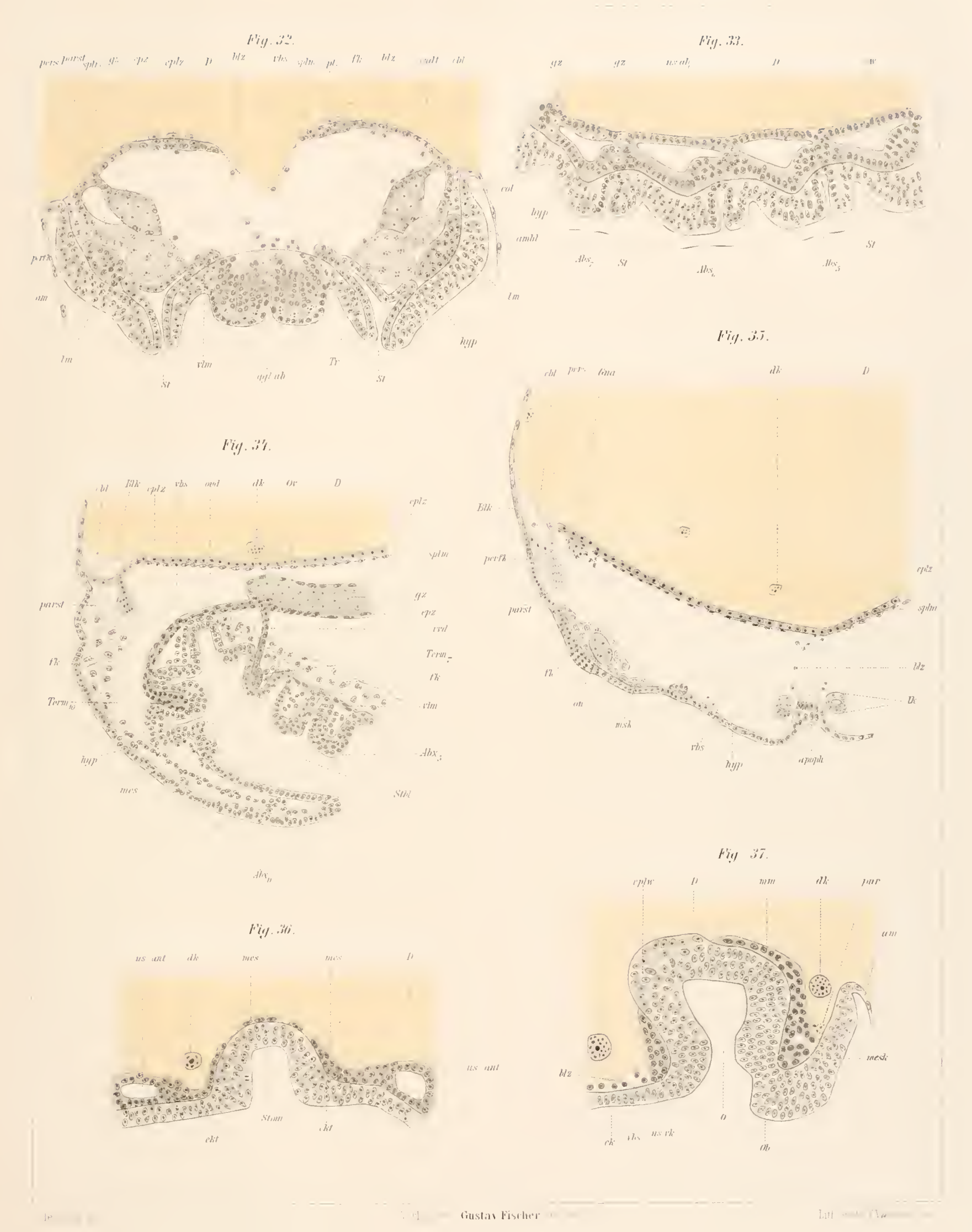
„ 33. Sagittalschnitt durch das 5. bis 7. Abdominalsegment eines Keimstreifens von *Forficula*. In das Cölomsäckchen des letztgenannten Segmentes sind Genitalzellen (*gz*) eingewandert. Vergr. 200.

„ 34. Sagittalschnitt durch das Hinterende eines weiblichen Keimstreifens von *Forficula* bald nach der Umrollung. Vom Hinterende der Geschlechtsanlage geht der Ovidukt (*ovd*) zu den Terminalampullen des 10. Abdominalsegmentes. Ausserdem findet sich noch ein rudimentär bleibender Ausführungsgang, welcher zu den Ampullen des 7. Abdominalsegmentes führt. Vergr. 145.

„ 35. Querschnitt durch einen Keimstreifen von *Forficula*, der den Dotter bereits zu umwachsen beginnt. Die splanchnischen Mesodermschichten haben sich in der Medianlinie noch nicht vereinigt. Vergr. 120.

„ 36. Querschnitt durch das Stomodäum eines jugendlichen Keimstreifens von *Forficula*. Rechts und links sind die Antennensomite (*us. ant*) angeschnitten. Vergr. 130.

„ 37. Sagittalschnitt durch das Stomodäum eines Keimstreifens von *Forficula*. Aelteres Stadium als in der vorigen Figur. Der Schnitt ist lateral von der Medianebene geführt. An dem proximalen, nach hinten gerichteten Ende des Stomodäums (*eplw*) ist die Wand desselben verdickt und nicht mehr von Mesoderm bekleidet. Vergr. 200.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.





Tafel V.

Tafel V.

Fig. 38. Sagittalschnitt durch das Stomodäum eines Keimstreifens von *Forficula* kurz vor der Umrollung. Die vordere Epithellamelle (*eplv*) beginnt auszuwachsen. Die Schlundganglien legen sich an. Vergr. 200.

„ 39. Sagittalschnitt durch das Proctodäum desselben Keimstreifens wie in Fig. 38. Die hintere Epithellamelle (*eplh*) wächst aus. Vergr. 145.

„ 40. Das Protencephalum eines Keimstreifens von *Forficula* im Querschnitt. Es wurde gleichzeitig der proximale Endabschnitt des Stomodäums getroffen. An dem letzteren macht sich eine Wucherung (*eplw*) der daselbst befindlichen Epithelzellen geltend. Vergr. 180.

„ 41. Querschnitt durch dieselben Teile wie in Fig. 40 in einem etwas weiter fortgeschrittenen Entwickelungsstadium. Vergr. 180.



Gustav Fischer



Tafel VI.

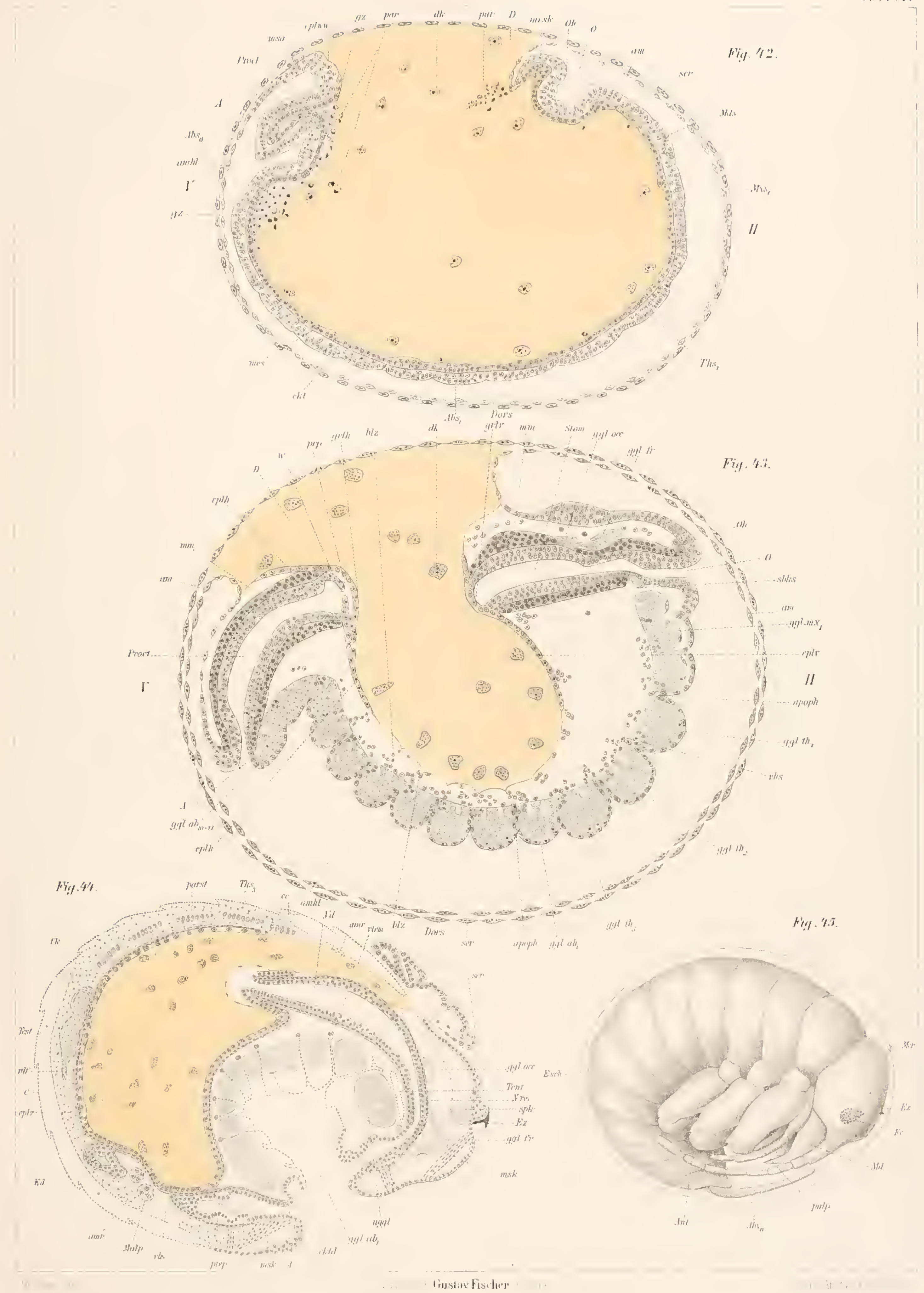
Tafel VI.

Fig. 42. Sagittalschnitt durch einen jugendlichen Keimstreifen von *Forficula*. Stomodäum und Proctodäum sind angelegt. Die Einkrümmung des hinteren Abdominalteiles (Kaudalkrümmung) ist vor sich gegangen. Die Genitalzellen (*gz*) sind auf der Wanderung nach vorn begriffen. Vergr. 90.

„ 43. Medianer Sagittalschnitt durch einen Keimstreifen von *Forficula* kurz vor der Umrollung. Von dem tief ins Innere eingedrungenen Stomodäum und Proctodäum wachsen die vordere (*eplv*) und die hintere (*eplh*) Epithellamelle gegeneinander hin. Vergr. 100.

„ 44. Sagittalschnitt durch einen männlichen Embryo von *Forficula* kurz vor der Aufnahme des Dorsalorganes (*ser*) in den Dotter. Der Schnitt, welcher durch die ventrale Körperpartie genau median geführt ist, weicht im dorsalen Teile etwas von der Mittellinie ab, so dass dort der zu den Seiten des Rückengefässes (*C*) befindliche parakardiale Zellenstrang (*parst*) und die Geschlechtsdrüse (*Test*) zu sehen sind. Der Enddarm (*Ed*) bildet in diesem Stadium bereits eine Schlinge, von ihm sind daher nur einige Abschnitte getroffen worden. Vergr. 67.

„ 45. Embryo von *Forficula* kurz vor dem Ausschlüpfen. Am Kopfe ist der Eizahn (*Ez*) erkennbar. Vergr. 42.


Fig. 42.
Fig. 43.
Fig. 44.
Fig. 45.



Tafel VII.

Tafel VII.

Fig. 46. Keimstreifen von *Periplaneta* bald nach seiner Anlage. Am Hinterende vor der hinteren Amnionfalte (*amh*) die Stäbchenansammlung (*Stb*). Vergr. 62.

„ 47. Etwas älterer Keimstreifen von *Periplaneta*, dessen Rumpf schon zum grossen Teile von der hinteren Amnionfalte überwachsen ist. Die vorderen Amnionfalten (*amv*) treten auf. Am Hinterrande die Geschlechtsgrube (*Ggr*). Vergr. 62.

„ 48. Keimstreifen von *Ectobia livida* nach Anlage der Extremitäten. Im Dotter die Stäbchenansammlung (*Stb*). Vergr. 32.

„ 49. Querschnitt durch die hintere Abdominalregion eines Keimstreifens von *Periplaneta*. In der Amnionhöhle bakterienartige Stäbchen (*Stb*). Vergr. 200.

„ 50. Querschnitt durch denselben Keimstreifen wie in der vorigen Figur. Es ist die weiter vorn befindliche Körperpartie getroffen, in welcher noch die Mesodermbildung vor sich geht. Die Mesodermzellen (*mes*) wandern an beliebigen Stellen in das Innere ein. Am lebhaftesten ist die Einwanderung in der Mittellinie, in der sich eine längs verlaufende Rinne (*R*) ausgeprägt hat. Vergr. 200.

„ 51. Querschnitt durch die Geschlechtsgrube von *Periplaneta*. Die Mesodermbildung ist bereits beendet. Vom Boden der Geschlechtsgrube (*Ggr*) lösen sich die im Gegensatz zu den Mesodermzellen etwas blasseren Genitalzellen (*gz*) ab. Vergr. 200.

„ 52. Querschnitt durch ein Ei von *Phyllodromia*. Auf dieser wie auf der folgenden Figur ist nur das ventrale Drittel des Schnittes dargestellt. Die Einwanderung von Mesodermzellen (*mes*) beginnt in den lateralen Teilen des ventralen Blastoderms. Vergr. 200.

„ 53. Querschnitt durch ein Ei von *Phyllodromia* in einem etwas älteren Stadium als dem in der vorigen Figur. An beliebigen Stellen und in der ganzen Ausdehnung des Keimstreifens wandern Mesodermelemente in das Innere ein. Vergr. 200.

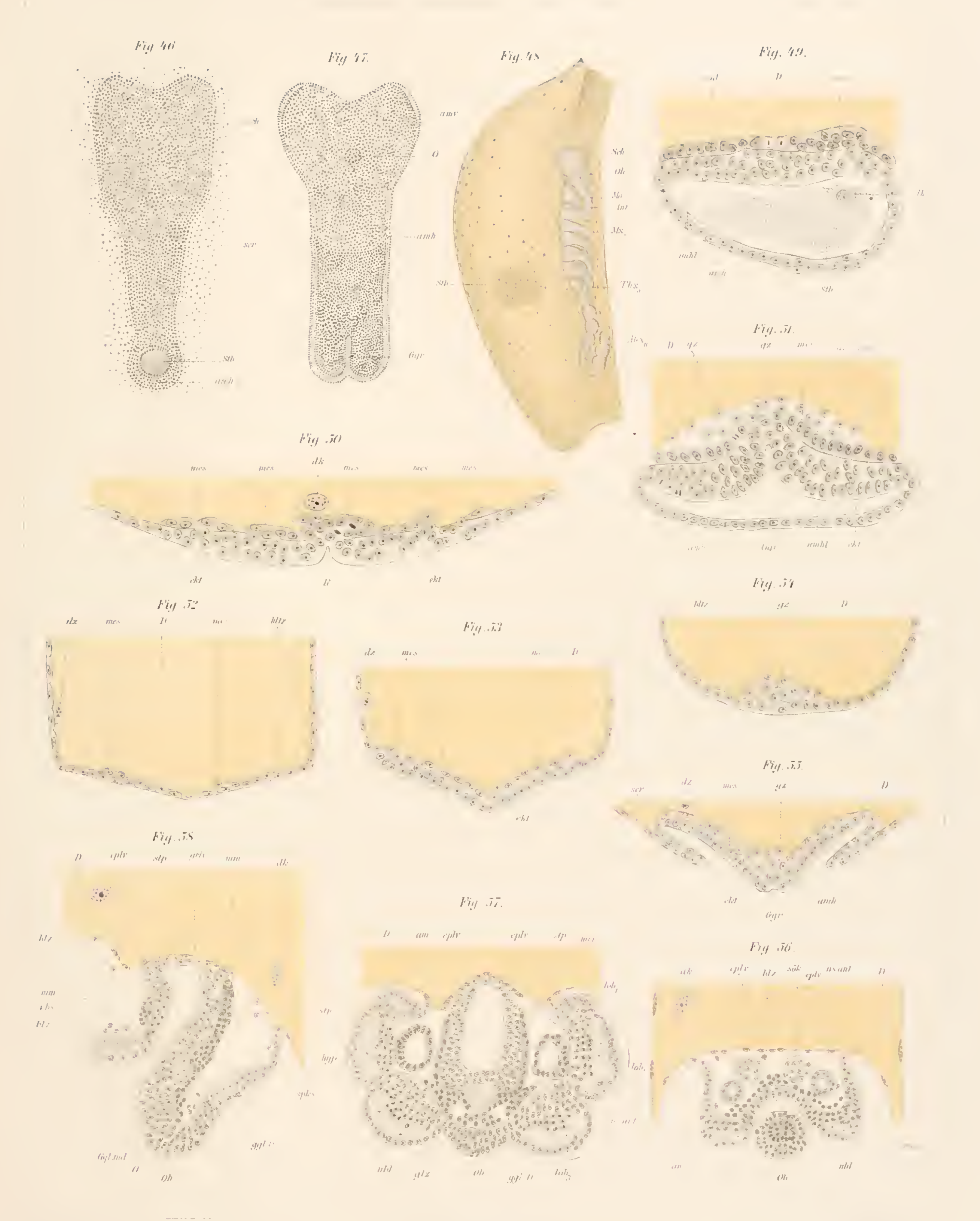
„ 54. Querschnitt durch das Hinterende eines jugendlichen Keimstreifens von *Phyllodromia*. Vergr. 200.

„ 55. Querschnitt durch die Geschlechtsgrube von *Phyllodromia*. In der Medianlinie wandern Geschlechtszellen (*gz*) ein, lateral davon noch einige Mesodermzellen (*mes*). Vergr. 200.

„ 56. Querschnitt durch das Antennen- und Vorkiefersegment eines Keimstreifens von *Phyllodromia*. In dem letztgenannten Segment bildet das Mesoderm zwei kugelige Körper: die paarige Anlage des später unpaaren Subösophagealkörpers (*sök*). An der Dotteroberfläche sind einige Zellen der vorderen Epithellamelle (*eplv*) sichtbar. Vergr. 145.

„ 57. Querschnitt durch das Protencephalum und Stomodäum von *Phyllodromia*. Vom proximalen Ende des letzteren wächst die vordere Epithellamelle (*eplv*) aus. Vergr. 200.

„ 58. Sagittalschnitt durch das Stomodäum von *Periplaneta*. Es beginnt die vordere Epithellamelle (*eplv*) auszuwachsen. Vergr. 145.







Tafel VIII.

Tafel VIII.

Fig. 59. Sagittalschnitt durch das Stomodäum von *Periplaneta* durch die lateralen Partien desselben geführt. Etwas älteres Stadium als in Fig. 58. Ventral von der vorderen Epithellamelle (*eplv*) der Subösophagealkörper (*sök*). Der Pfeil zeigt die Richtung nach dem Hinterende des Körpers an. Vergr. 200.

„ 60. Sagittalschniti durch das Proctodäum von *Periplaneta*. Wegen der Drehung des Körpers um die Längsaxe ist der Schnitt schief ausgefallen. Vom Ektodermepithel des Enddarms (*prep*) wächst die hintere Epithellamelle (*eplh*) aus. Der Pfeil giebt die Richtung nach dem Kopfende des Körpers an. Vergr. 145.

„ 61. Sagittalschnitt durch einen Keimstreifen von *Periplaneta* vor der Ueberwachsung durch die Embryonalhüllen. Am Hinterende des Körpers, welches sich in den Dotter einbohrt, sind die Geschlechtszellen (*gz*) sichtbar. Vergr. 200.

„ 62. Sagittalschnitt durch einen Keimstreifen von *Periplaneta*. Aelteres Stadium als in Fig. 61. Die Genitalzellen (*gz*) sind auf der Wanderung nach vorn begriffen. Die Ursegmente waren bei diesem Keimstreifen bereits im Thorax entwickelt, wurden aber wegen der Drehung des Körpers um die Längsaxe nicht getroffen. Vergr. 70.

„ 63. Sagittalschnitt durch den hinteren Abdominalteil eines Keimstreifens von *Periplaneta*. Zwischen dem 8. und 9. Abdominalsegment ist eine Knickung eingetreten (beginnende Kaudalkrümmung). Bemerkenswert ist die annähernd intersegmentale Anordnung der Geschlechtszellen (*gz*). Vergr. 145.

„ 64. Schnitt durch das 5. bis 7. Abdominalsegment eines männlichen Embryo von *Periplaneta* zur Zeit der Umrollung. Der einer Querschnittserie angehörende Schnitt ist in Folge der Krümmung der hinteren Körpersegmente nahezu frontal geworden. Im 7. Segment sind die Terminalampullen ($Term_7$) der Ausführungsgänge sichtbar. St_8 = Stigma des 6. Abdominalsegmentes. Vergr. 90.



Gustav Fischer





Tafel IX.

Tafel IX.

Fig. 65. Hinterende eines Eies von *Gryllus camp.* von der Ventralseite betrachtet. Der daselbst befindliche Keimstreifen ist mit einer medianen Rinne (*R*) versehen (Stadium der Mesodermbildung). Vergr. 47.

„ 66. Hinterende eines Eies von *Gryllus dom.* von der Ventralseite betrachtet. Etwas älteres Stadium verglichen mit dem in der vorigen Figur. Die mediane Rinne ist verschwunden. Am Hinterende ist die Geschlechtsgrube (*Ggr*) bemerkbar, hinter welcher die Amnionfalte (*amh*) erscheint. Vergr. 47.

„ 67. Hinterende eines jungen Keimstreifens von *Gryllotalpa.* Im Analsegment (*Ans*) befindet sich die Afteröffnung (*A*). Die Figur ist ein wenig schematisch gehalten. Vergr. 95.

„ 68. Querschnitt durch ein Ei von *Gryllus dom.* im Blastodermstadium. Im Innern mehrere Dotter zellen (*dz*). Einzelne Blastodermzellen (*bltz*[1]) lösen sich von der Oberfläche los und wandern in den Dotter ein. Vergr. 145.

„ 69. Querschnitt durch das Hinterende eines Keimstreifens von *Gryllus camp.* im Stadium der Mesodermbildung. In der Medianlinie eine Rinne (*R*), welche durch die Einwanderung der Mesodermzellen (*mes*) hervorgerufen wird. Vergr. 200

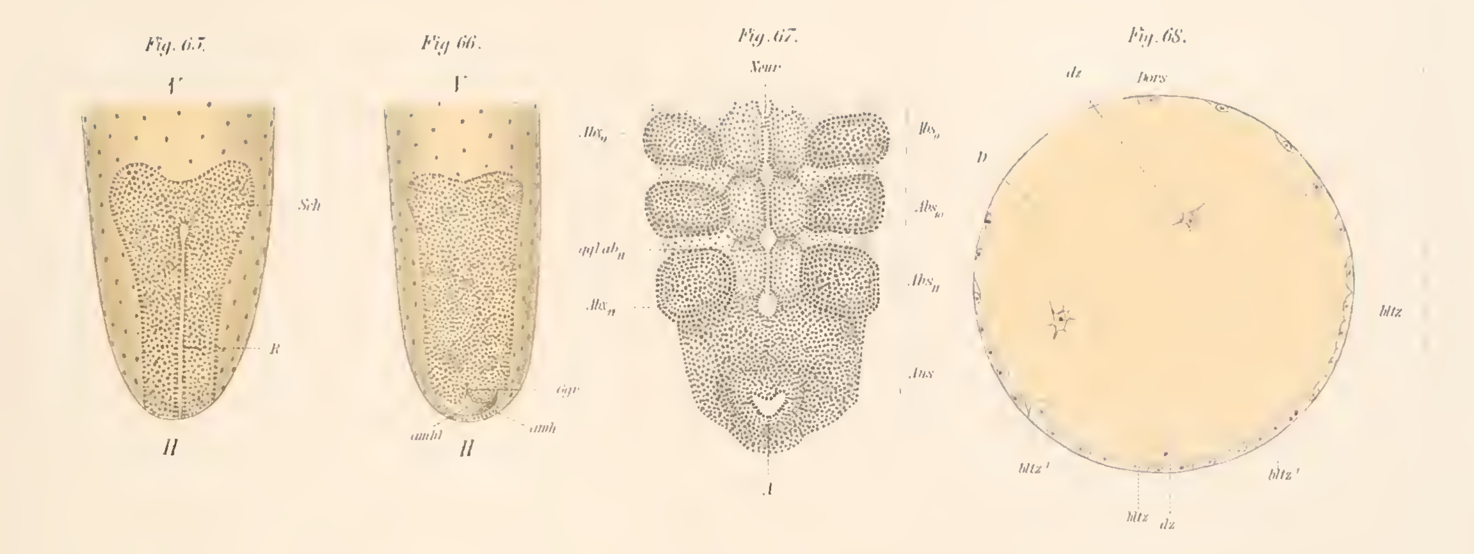
„ 70. Querschnitt durch die mittlere Körperpartie eines Keimstreifens von *Gryllus camp.* im Stadium der Mesodermbildung. Vergr. 200.

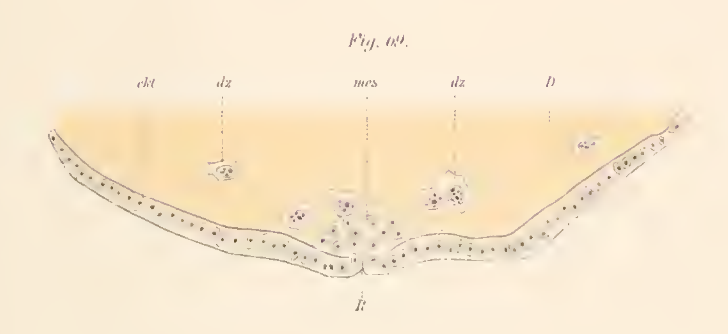
„ 71. Querschnitt durch das Vorderende eines Keimstreifens von *Gryllus camp.* im Stadium der Mesodermbildung. Vergr. 200.

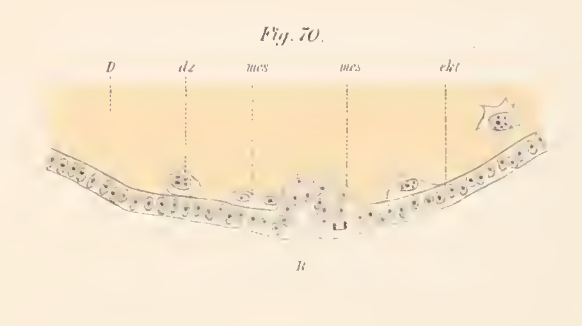
„ 72. Querschnitt durch die hintere Partie eines Keimstreifens von *Gryllus camp.*, derselben Schnittserie entnommen wie Fig. 69, aber etwas weiter vorn befindlich. Auch in den lateralen Bezirken des Keimstreifens lösen sich einzelne Mesodermzellen (*mes*) von der oberflächlichen Schicht ab. Vergr. 280.

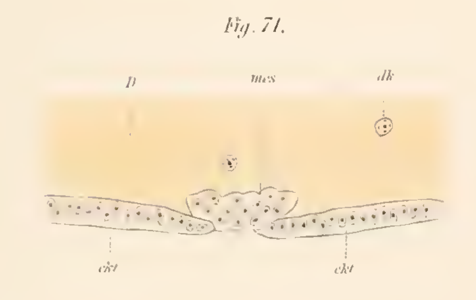
„ 73. Querschnitt durch die mittlere Partie eines Keimstreifens von *Gryllus dom.* im Stadium der Mesodermbildung. Vergr. 200.

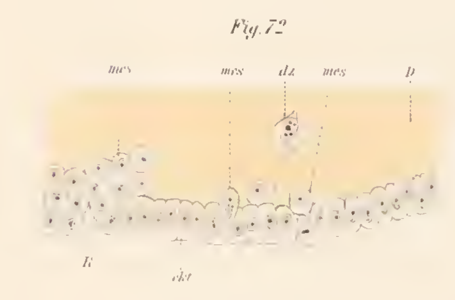
„ 74. Querschnitt durch ein Ei von *Gryllus camp.* in der Nähe des hinteren Pols. Die Bildung des Mesoderms (*mes*) ist beendet. An der Dorsalseite findet sich die Geschlechtsgrube (*Ggr*) vor, von derem Boden die Geschlechtszellen (*gz*) einwandern. Die Kerne zweier Genitalzellen, unmittelbar nach erfolgter Teilung, fallen durch dunkle Färbung auf. Vergr. 200.

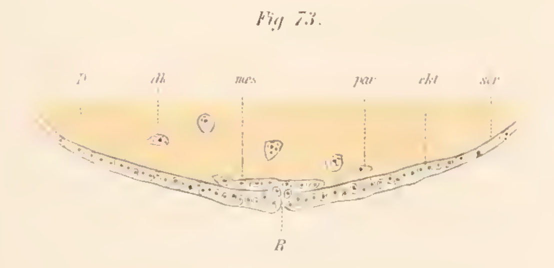

Fig. 65.
Fig. 66.
Fig. 67.
Fig. 68.

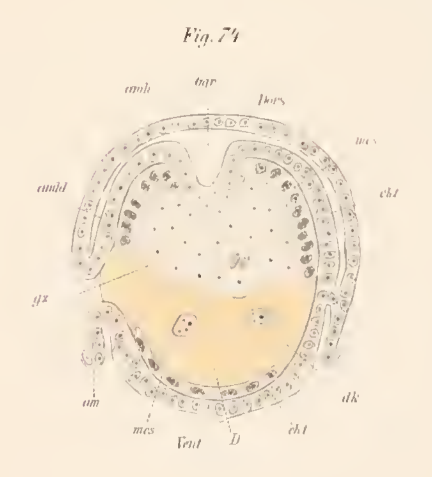

Fig. 69.


Fig. 70.


Fig. 71.


Fig. 72


Fig. 73.


Fig. 74





Tafel X.

Tafel X.

Fig. 75. Querschnitt durch einen in den Dotter eingesenkten Keimstreifen von *Gryllus camp.* Unter der noch unsegmentirten Mesodermschicht (*mes*) die Genitalanlage (*gz*). Vergr. 200.

„ 76. Querschnitt durch einen Keimstreifen von *Gryllus dom.* in einem nur wenig älteren Stadium im Vergleich zu dem in der vorigen Figur. Es ist gleichfalls die Geschlechtsanlage (*Gna*) getroffen. Vergr. 215.

„ 77. Querschnitt durch ein Ei von *Gryllus dom.* Etwas jüngeres Stadium als das in beiden vorhergehenden Figuren. In Folge der dorsalen Krümmung wurde der Keimstreifen zweimal getroffen. An dem dorsal befindlichen Schnitte in der Medianlinie die Genitalanlage (*Gna*). Vergr. 90.

„ 78. Querschnitt durch den Thorax eines Keimstreifens von *Gryllus dom.* Die Cölomsäckchen haben Divertikel gebildet, aus denen die Körpermuskulatur hervorgeht. Vergr. 200.

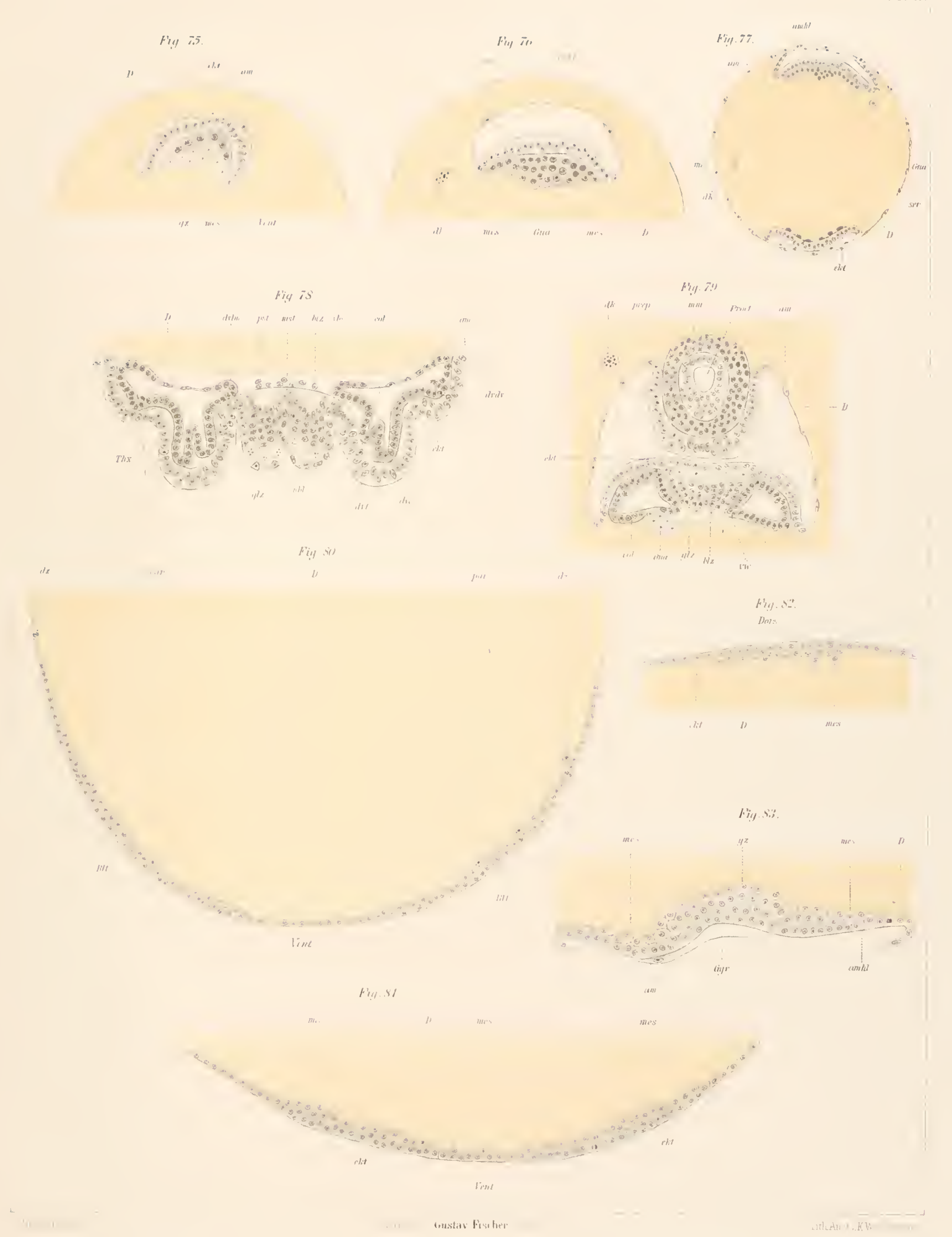
„ 79. Querschnitt durch den hinteren Abdominalteil eines Keimstreifens von *Gryllus dom.*, der in Folge der Kaudalkrümmung zweimal getroffen wurde. An der linken Seite der Figur Genitalzellen (*gz*), welche in die viscerale Ursegmentwand eindringen. Vergr. 200.

„ 80. Ventrale Hälfte eines Querschnittes durch das Ei von *Gryllotalpa.* Das Blastoderm (*Blt*), nur an der Ventralseite entwickelt, weist laterale Verdickungen auf. Von letzteren lösen sich Paracyten (*par*) ab. Der Dotter ist zellenfrei. Vergr. 67.

„ 81. Ventraler Teil eines Querschnittes durch das Ei von *Gryllotalpa* im Stadium der Mesodermbildung Die Einwanderung der Mesodermzellen (*mes*) findet hauptsächlich in den lateralen Bezirken statt. Vergr. 120.

„ 82. Der dorsale Teil desselben Querschnittes wie in Fig. 81. Es ist der sehr viel schmälere hintere Abdominalteil getroffen, an welchem gleichfalls eine Einwanderung von Mesodermzellen vor sich geht. Vergr. 120.

„ 83. Querschnitt durch die mutmassliche Geschlechtsgrube (*Ggr*) von *Gryllotalpa.* Vergr. 200.



Gustav Fischer



Tafel XI.

Tafel XI.

Fig. 84. Querschnitt durch einen Keimstreifen von *Gryllus dom.* nach der Umrollung. Die Ursegmenthöhle (*cöl*) ist bereits weiter nach der Dorsalseite empor gerückt. Medial von ihr befindet sich die Geschlechtsanlage (*Gna*), von welcher ventralwärts ein feiner Verbindungsstrang (*rvd*) zur Hypodermis zieht. In das Fettkörpergewebe (*fk*) wandern Oenocyten (*ön*) ein. Die Bedeutung der im Ektoderm (bei *hyp*[1]) differenzirten Zellengruppe ist nicht klar gestellt. Vergr. 275.

„ 85. Sagittalschnitt durch das Stomodäum von *Gryllus dom.* Am proximalen Ende des letzteren weist die Epithelschicht noch keinerlei Veränderung auf. Vergr. 275.

„ 86. Sagittalschnitt durch das Stomodäum von *Gryllus dom.* in einem etwas weiter fortgeschrittenem Entwickelungsstadium als dem der vorigen Figur. Am hinteren proximalen Ende des Stomodäums ist eine Ausbuchtung entstanden, aus der die vordere Epithellamelle (*eplv*) hervorgeht. An der dorsalen Schlundwand drei kleine Einstülpungen für die Schlundganglien. Vergr. 275.

„ 87. Sagittalschnitt durch den proximalen Teil des Proctodäums von *Gryllus camp.* Die hintere Epithellamelle (*eplh*) beginnt auszuwachsen. An der dorsalen Darmwand zeigt sich eine Aussackung (*Malpd*), welche zu dem stielförmigen Ausführungsgange der vasa Malpighi wird. Vergr. 275.

„ 88. Querschnitt durch das Abdomen eines reifen Embryo von *Gryllus camp.* Bemerkenswert ist die stark entwickelte Körpermuskulatur. Vergr. 65.

„ 89. Sagittalschnitt durch einen Keimstreifen von *Gryllus camp.* im Stadium der Dorsalkrümmung. An dem dorsal befindlichen Abdominalteil ist die Geschlechtsanlage (*Gna*) zu sehen. Am hinteren Eipol (*H*) ist zwischen Amnion und Serosa Dotter eingetreten. Vergr. 115.



Gustav Fischer





Tafel XII.

Tafel XII.

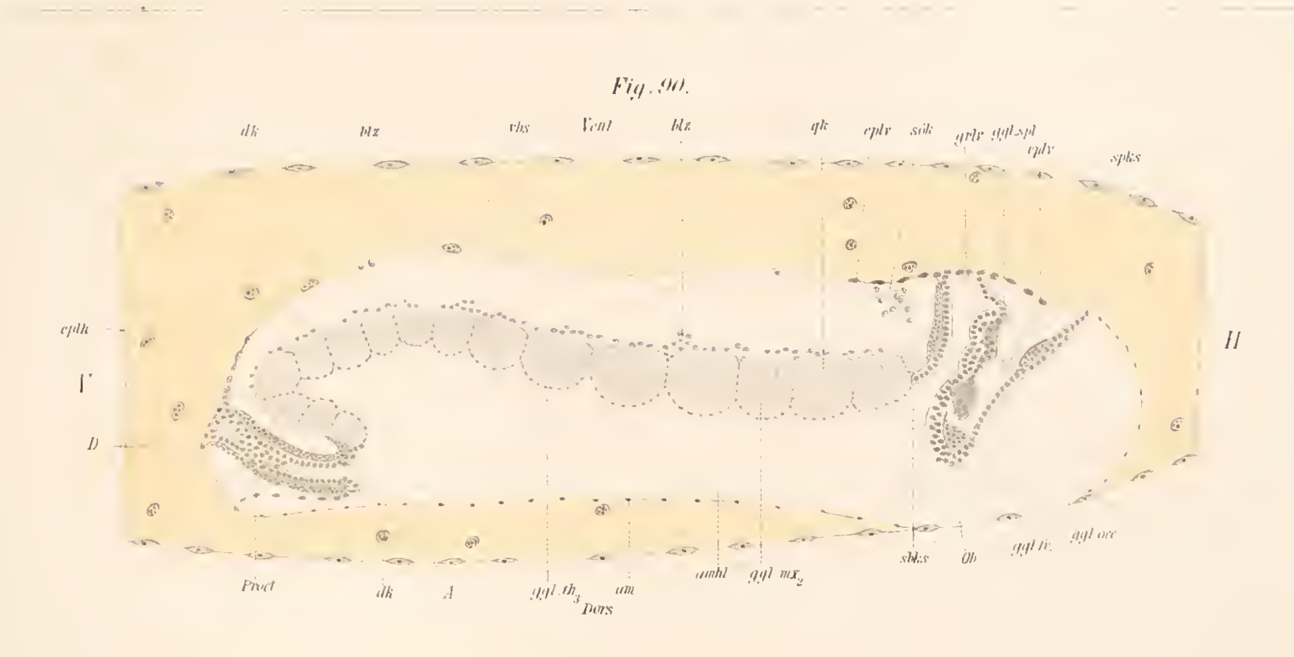
Fig. 90. Medianer Sagittalschnitt durch einen in den Dotter eingesenkten Keimstreifen von *Gryllus camp.* Vom Stomodäum und Proctodäum wachsen die vordere (*eplv*) und hintere (*eplh*) Epithellamelle aus. Vergr. 70.

„ 91. Sagittalschnitt durch das Abdomen einer männlichen Larve von *Gryllus camp.* Der Mitteldarm ist noch mit Dotter angefüllt. Die Dotterzellen (*dz*) haben sich dem Darmepithel aufgelagert. Vergr. 55.

„ 92. Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Periplaneta* nach Aufnahme des Dorsalorgans (*ser*) in den Körper. Inmitten des Dotters die Stäbchenansammlung (*Stb*). Am Stomodäum ist die Grenzlamelle (*grlv*) durchbrochen, so dass Dotter in den Vorderdarm (*Vd*) fliessen kann. Vergr. 30.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1412

Fig. 90.



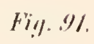


Fig. 91.

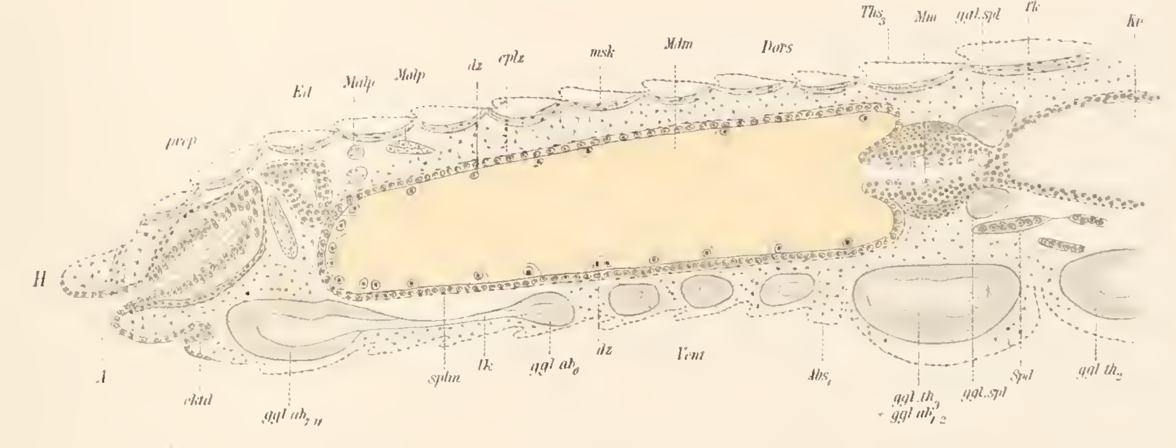


Fig. 92.



Verlag v. Gustav Fischer

















